



TITLE:

ブドウ果実の着色に関する研究：とくにアブシジン酸による着色の制御について(Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

片岡, 郁雄

CITATION:

片岡, 郁雄. ブドウ果実の着色に関する研究：とくにアブシジン酸による着色の制御について. 京都大学, 1985, 農学博士

ISSUE DATE:

1985-01-23

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.r5508>

RIGHT:

新 刊
農
403
京大附図

ブドウ果実の着色に関する研究

—とくにアブシジン酸による着色の制御について—

1984

片岡 郁雄

ブドウ果実の着色に関する研究

—とくにアブシジン酸による着色の制御について—

1984

片岡 郁雄

目 次

緒言 ----- 1

第1章 異なる環境下におけるブドウ果
実の着色と果実内成分の消長 ---- 4

第1節 異なる温度条件下における果
実の着色と果実内成分の消長 --- 4

第2節 摘葉とABA処理が果実の着
色と果実内成分に及ぼす影響 --- 26

第3節 考 察 ----- 32

第4節 摘 要 ----- 41

第2章 L-フェニルアラニンアンモニアラーゼ
(PAL)活性と果実の着色との関
係 ----- 45

第1節 3品種のブドウ果実における
PAL活性及びアントシアニン
生成の経時的変化 ----- 46

第2節 PAL活性及びアントシアニン含
量の消長に及ぼす温度、しゃ光
及び生長調節物質の影響 ----- 56

第1項 PAL活性及びアントシアニ

	ン含量の消長に及ぼす温度	
	とABA処理の影響-----	56
第2項	PAL活性及びアントシア	
	ニン含量の消長に及ぼすレ	
	光とABA処理の影響-----	59
第3項	PAL活性及びアントシア	
	ニン含量に及ぼす生長調節	
	物質の影響-----	64
第3節	考 察-----	67
第4節	摘 要-----	76
第3章	ABA処理による巨峰果実の着	
	色の制御に係わる要因-----	79
第1節	ABA処理の時期及び濃度の	
	影響-----	79
第2節	S-ABA及びその異性体混合	
	物間の処理効果の差異-----	85
第3節	ABA処理の効果に及ぼす展	
	着剤及び溶媒の影響-----	87
第4節	ABAの処理効果に及ぼす着	
	果負担及び窒素施用量の影響---	89
第5節	考 察-----	93

第 6 節	摘 要	97
第 4 章	A B A 処理による果実の着色促進効果の品種間差異	99
第 1 節	赤色系品種に対する A B A の処理効果	100
第 2 節	黒色系品種に対する A B A の処理効果	108
第 3 節	考 察	116
第 4 節	摘 要	119
総合考察		121
総摘要		127
引用文献		133

結 言

成熟期において、ブドウ果実は、急激な糖の蓄積、有機酸の減少などの果汁成分の変化と平行して、各々の品種に固有の果色を呈するようになる。この果実の着色の良否は、果実の大きさや糖度及び酸度などと共に市場での価格を決定する上での極めて重要な要因となっている。

しかしながら、ブドウ果実の着色は環境や栽培的要因によって著しい影響を受け、実際栽培上の問題となることが多い。

例えば、我が国の西南暖地においては、夏期（7～8月）に気温、とくに夜温が高く経過することが多く、このためこの地域で生産される巨峰果実の着色状態は極めて不良となり、いわゆる赤熟れ果と称され商品的価値を下げている。

また、近年栽植の拡がりをもせている赤色系の品種群の中には、西南暖地ではほとんど赤色色素の発現をみないものもある。

ブドウ果実の成熟に対する温度の影響については、Buttrose (6)、小林(46)、Kliwer (41)(42)(43)(45)、苔名ら(70)(71)の報告があるが、果実の着色は主として果実周辺の温度条件によって直接に影響を受け、比較的低温で促進されることが実験的に明らかにされている。

この他にも、光度と着色の関係(41)(42)(43)(54)(55)(56)(57)、着果負担と着色の関係(44)、窒素施肥量と着色の関係(42)、微量元素欠乏と着色の関係(67)などについての報告がなされている。

ブドウ果実の着色は果皮組織中におけるアントシアニン色素の蓄積によって起る現象であり、その過程には、一連の成熟現象と同様内的な制御の機構が存在しているものと考えられる。このような機構の解明がなされればその原理に基づいた着色の人為的制御の手段の開発も可能となり、より高品質の果実生産に結びつくものと期待されるが、これまでのところ樹上におけるブドウ果実の着色の機構について論じた研究例は極めて少ない。

そこで、本研究ではまず、異なる環境下で

のブドウ果実のアントシアニン生成と果実内成分の消長との関連について調査を行った。

次いで、果実の着色を関連する酵素活性の面から検討した。

さらに、これらの知見をもとに樹上におけるブドウ果実の着色の人為的制御を試みた。

なお、本研究の取りまとめにあたり、直接の御指導を頂いた京都大学教授 苅名 孝博士、同助教授 杉浦 明博士、同助教授 宇都宮直樹博士に対し謹んで深謝の意を表する。また、本実験を行うにあたり終始御協力を頂いた京都大学農学部付属農場 久保康隆助手を始め京都大学農学部果樹園芸学研究室関係各位に対し感謝の意を表する。さらに、実験材料の御提供を頂いた西村昭一氏ならびに久保 孝氏に対し感謝の意を表する。

第1章 異なる環境下におけるブドウ果 実の着色と果実内成分の消長

ブドウ果実の着色は種々の要因によつて著しい影響を受けることが明らかになっているが、その作用機作についての解明は充分にはなされていない。

着色という現象が果実の一連の生長現象の一つであることからすれば、その過程には内的な調節の機構が備わっているものと考えられ環境の変化に応じてアントシアニン生成の制御も行っているものと思われる。

本章では、異なる温度条件下及び摘葉に伴う果実の着色と果実内成分の消長を調査した。

第1節 異なる温度条件下における果実 の着色と果実内成分の消長

成熟期において、果実の着色は温度環境によつて著しい影響を受けることが知られている。一般に、ブドウ果実の着色は、昼夜温差

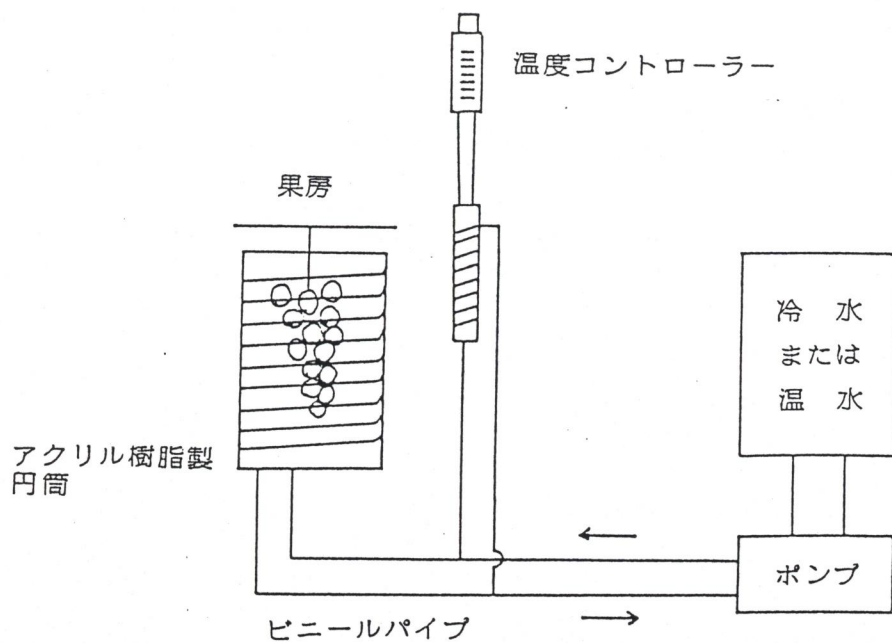
に比較的低温において促進され、高温では抑制される(84)。

さらに、このような着色(アントシアニン生成)に対する温度の影響は、果実を除く樹体の温度環境による間接的なものよりも、むしろ、果実周辺部の温度環境そのものの影響によるものであることが明らかにされている(70)(71)。

アントシアニン生成は、その基質となる物質の多少や生合成過程の促進あるいは抑制物質により影響を受けることが知られており(22)(23)(60)、温度環境もこれらの物質の消長に対する影響を介して作用していることが推察される。

ここでは、このような観点から、アントシアニン生成に関与していると思われる果実内成分の消長に対する温度環境の影響を調査した。

すなわち、京都大学付属農場栽植の巨峰、デラウエア及びマスカット・ベリー-Aの成木を用いて、第1図に示す方法により果実周



第1図 果実周辺部の温度処理状況

辺部の温度も 20°C と 30°C に制御した。この際、樹体は雨よけのためビニール被覆を行った。

温度処理は、それぞれの品種のベレゾーン期（デラウェア：7月4日、巨峰：7月12日、マスカット・ベリー-A：8月17日）から適熟期まで行った。

果実の生長については、着果後より処理終了時まで、経時的に果実の横径ならびに果実重を測定した。

アントシアニン含量の測定は、一定面積の果皮をコルクボーラーで打ち抜き、1%塩酸メタノールで12時間抽出後、上澄を定容し、530nmでの吸光度を測定しアントシアニン含量の相対値とした。

ロイコアントシアニン含量は、全フェノールの測定に用いた試料を希釈し、1mlを試験管にとり、5%塩酸ブタノールを加え 97°C で40分間加熱した後、冷却し550nmでの吸光度を測定し、ロイコアントシアニン含量の相対値とした。Blankには、試料に5%塩酸ブタノールを加え加熱せずにおいたものを用いた。

全糖含量は、果皮1g、果肉5gについて80%エタノール抽出後アルコールを除去し、除蛋白操作を行って得た試料についてアンシロン硫酸法(25)により定量した。

有機酸含量は、果皮1g、果肉5gについて、熱水抽出後ろ過して得た試料について、0.01N-NaOHで滴定し酒石酸含量に換算した。

オキシシン活性については、果皮2g、果肉10gを用いて、第2図に示す方法で分画後酢酸エチル可溶酸性分画についてアベナ子葉鞘伸長テストにより検定した。

ジベレリン活性は、果皮2g、果肉10gについて、第3図に示す方法により分画後酢酸エチル可溶酸性分画について、イネ幼苗テスト(品種: 短銀坊主)により測定した。

サイトカイニン活性については、果皮2g、果肉10gを用いて、第4図に示す方法により分画後、グアイズカルテストにより測定した。

ABA含量は、果皮1g、果肉5gを用いて、第5図に示す方法により分画後、塩化メチレン可溶酸性分画についてメチルエステル

Homogenize plant material in 80% ethanol
 Extract under cool and dark condition (50mlx4 ethanol)
 Filtrate and evaporate to aqueous phase in vacuo
 Adjust pH to 2.5 with 1N-H₂SO₄ and partition against
 4x10ml ethyl acetate
 ————— Discard aqueous phase
 Partition against 4x10ml 5% NaHCO₃
 ————— Discard ethyl acetate phase
 Adjust pH to 2.5 and partition against 4x10ml ethyl acetate
 Dry ethyl acetate
 Paper chromatography (iso-propanol:NH₄OH:H₂O=10:1:1, v/v/v)
 Bioassay

第2図 巨峰果実のオーキシン様物質の抽出・分離法

Homogenize plant material in 80% methanol
 Extract under cool and dark condition for 48hr
 Filtrate and evaporate to aqueous phase in vacuo
 Centrifugation (RPM 1200 for 12min.) and adjust pH
 to 2.5 with 1N-H₂SO₄
 Partition against 4x10ml ethyl acetate
 ————— Discard aqueous phase
 Partition against 3x10ml 5%NaHCO₃ and 3x10ml H₂O,
 alternately
 ————— Discard ethyl acetate phase
 Partition against 3x10ml petroleum ether
 ————— Discard petroleum phase
 Adjust pH to 2.5 and partition against 4x10ml
 ethyl acetate
 ————— Discard aqueous phase
 Dry ethyl acetate.
 Paper chromatography (iso-propanol:NH₄OH:H₂O=10:1:1,
 v/v/v)
 Bioassay

第3図 巨峰果実のジベレリン様物質の抽出・分離法

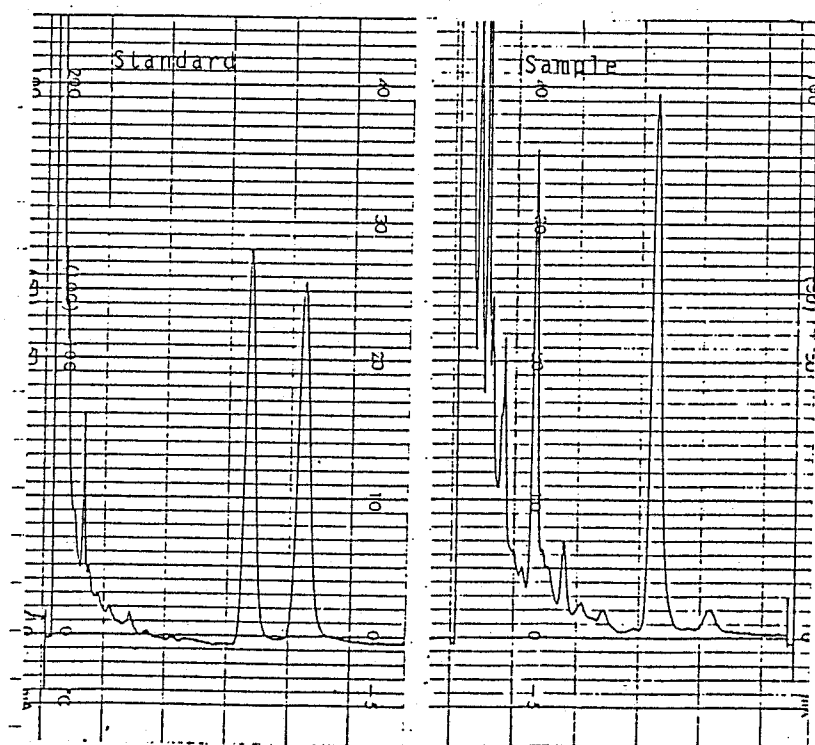
Homogenize plant material in 70% ethanol
 Extract at 80°C for 1hr and 5°C for 24hr
 Evaporate to aqueous phase in vacuo and
 adjust pH to 2.0 with 1N-HCl
 Dowex 50(H⁺) ion exchange column
 Wash with 120ml H₂O
 120ml 70% methanol
 120ml H₂O
 Elute with 5% NH₄OH and wash with H₂O.
 Dry ammonium eluate
 Paper chromatography
 (n-butanol:acetic acid:H₂O=4:1:1,v/v/v)
 Bioassay

第4図 巨峰果実のサイトカイニン様物質の抽出・分離法

Homogenize plant material in 80% methanol
 Extract under cool and dark condition for 24hr
 Evaporate to aqueous phase
 Adjust pH to 3.0 and addition 200mg insoluble
 PVP for 5min
 Filtrate and partition against 3x10ml CH₂Cl₂
 ————— Discard aqueous phase
 Partition against 3x10ml CO₃⁼buffer(pH 10)
 ————— Discard CH₂Cl₂
 Adjust pH to 3.0 and partition 3x10ml CH₂Cl₂
 ————— Discard aqueous phase
 Dry CH₂Cl₂ and dissolve in few drops of methanol
 Methylate with N₂CN₂ under N₂gas
 ECD-GCL

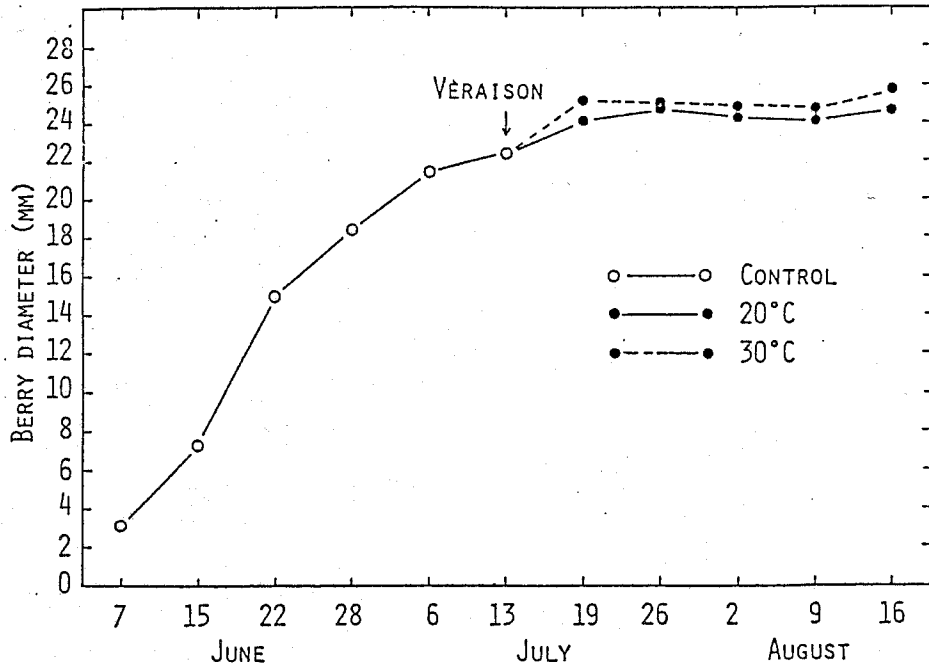
第5図 巨峰果実のABAの抽出・分離法

化後、ガスクロマトグラフ(ECD)により定量した。分析条件ならびにクロマトグラムは第6図に示した。

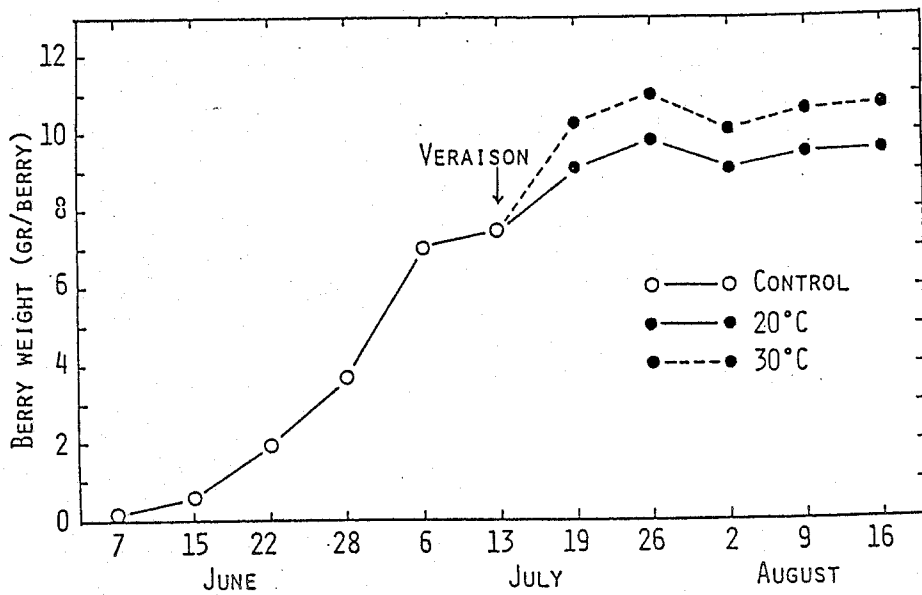


10% SE-30 (ChromosorbW,AW,DMCS) 3mmx2m
glass column, column temp.:220°C, N₂ :60ml/min.

第6図 メチル化A B A のガスクロマトグラムと分析条件



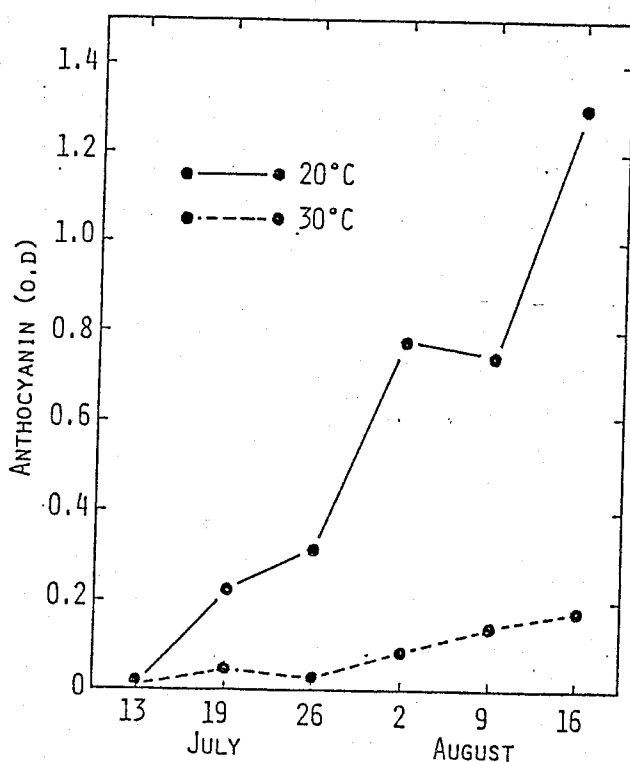
第7図 巨峰果実の肥大（横径）に及ぼす果実温の影響



第8図 巨峰果実の1果重に及ぼす果実温の影響

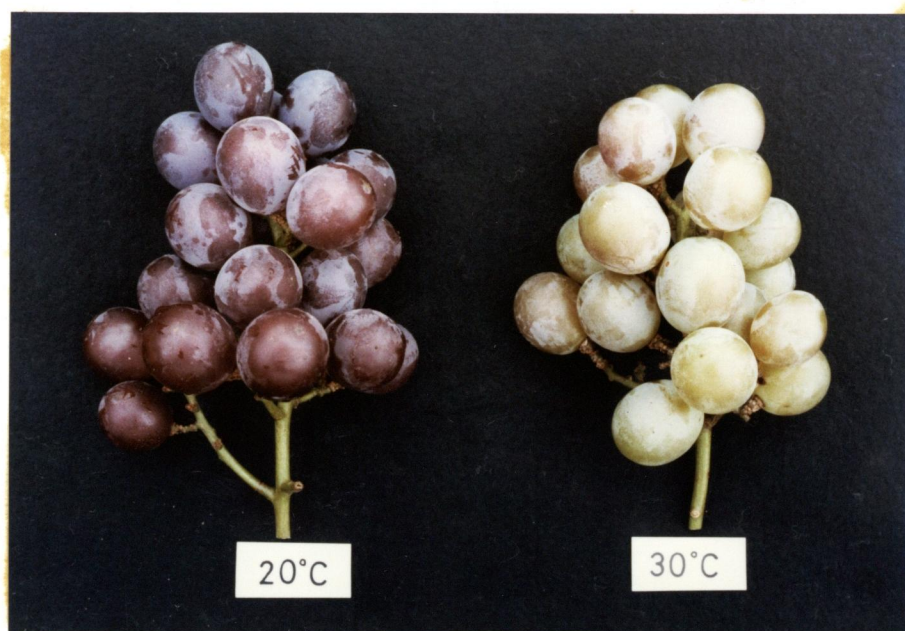
その結果、巨峰果実において果実の肥大は果実温 30°C 区において 20°C 区よりもすぐれた(第7図)。また、1果実重についても同様の傾向が認められた(第8図)。

果皮中のアントシアニン含量は、 20°C 区において処理開始1週間後に増加し始めその後処理終了時まで急激に増大した。これに対し、 30°C 区においては処理終了時までにはるかに



第9図 巨峰果実のアントシアニン生成に及ぼす果実温の影響

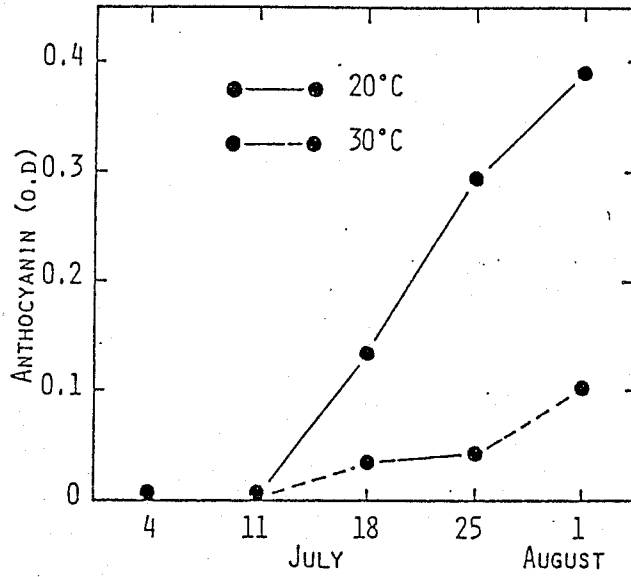
増加がみられたのみであった(第9,10図)。



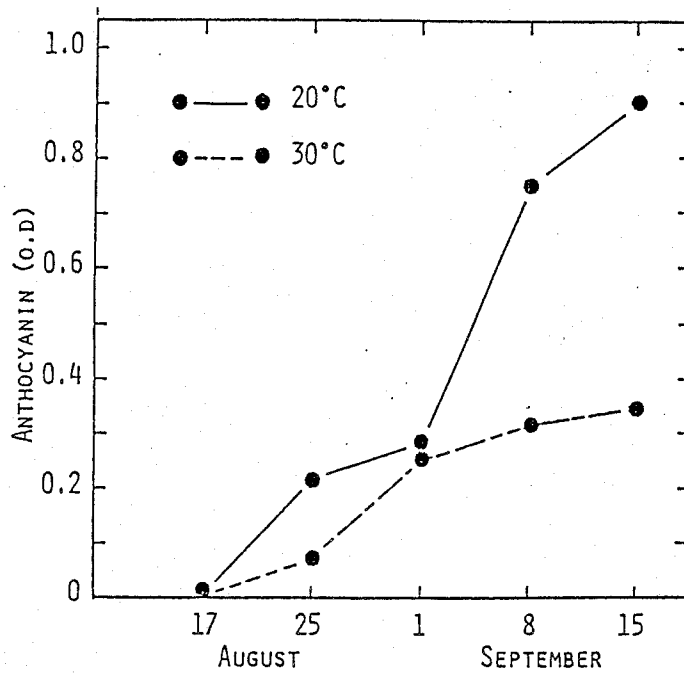
第10図 巨峰果実の着色に及ぼす果実温の影響

デラウェア果実においても果皮中のアントシアニン含量は、低温区でより大きく増加し高温区では低いレベルにとどまった(第11図)。

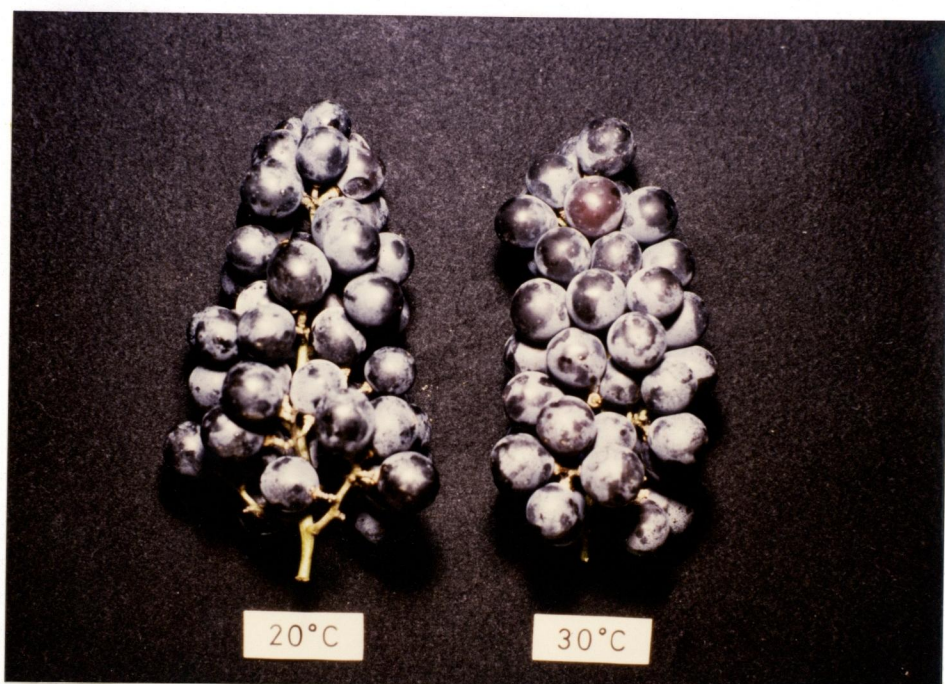
一方、マスカット・ベリーAについても巨峰及びデラウェアと同様の傾向が認められたが、高温区においても他の品種と比べてアントシアニンの蓄積量は多く、外観的には低温区とほぼ同程度の着色状態であった(第12,13図)。



第11図 デラウェア果実のアントシアニン生成に及ぼす果実温の影響



第12図 マスカット・ベリーA 果実のアントシアニン生成に及ぼす果実温の影響

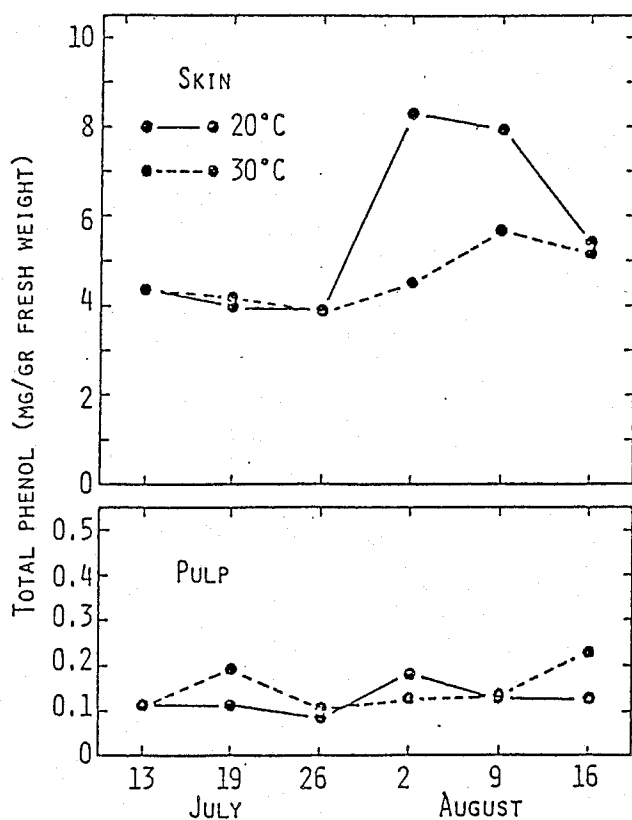


第13図 マスカット・ベリーA 果実の着色に
及ぼす果実温の影響

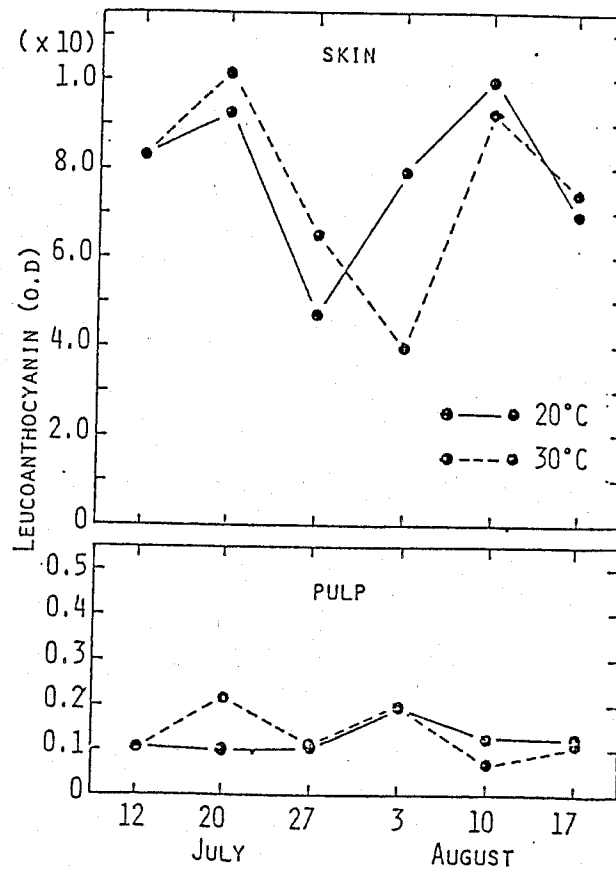
巨峰果実の果皮中の全フェノール含量は、
20℃区において処理開始後3週間後に急激に
増加し、その後しだいに減少した。これに対
して、30℃区においては、処理期間中ゆるか
に増加がみられたのみであった。一方、果肉
中の全フェノール含量は果皮中と比較して著
しく低く、また、処理区間での差異は認めら
れなかった(第14図)。

巨峰果実の果皮中のロイコアントシアニ
ンの消長については、温度処理間で一定の傾向

は認められなかった。また、果皮中のロイコアントシアニン含量は果皮中と比べて著しく低く、やはり処理区間で差異は認められなかった(第15図)。



第14図 巨峰果実の全フェノール含量に及ぼす果実温の影響

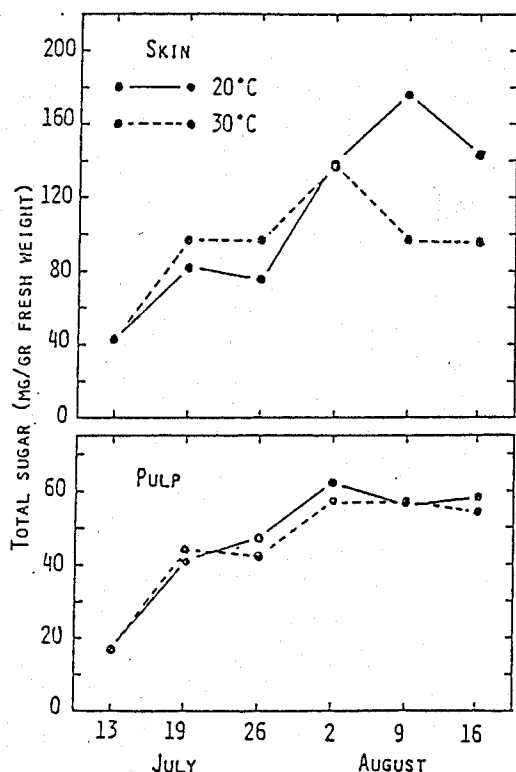


第15図 巨峰果実のロイコアントシアニン含量に及ぼす果実温の影響

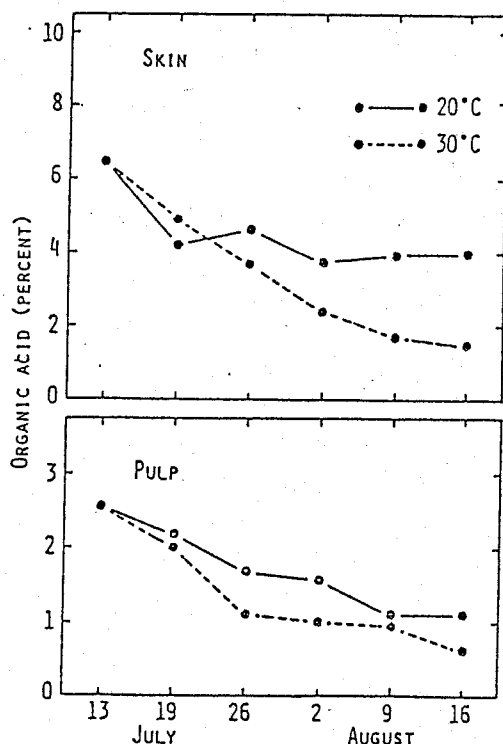
巨峰果実中の全糖含量は、果友中で処理開始後しだいに増加したが、20°C区では処理開始後4週間目まで増加が続きその後やや減少した。30°C区では処理開始後3週間目まで増加が続いたが、その後やや減少した。これに対して、果肉中の全糖含量は処理開始後しだ

いに増加したが、処理区間での差異は認められなかった(第16図)。

果皮及び果肉中の有機酸含量は、処理開始直後よりしだいに減少した。果皮、果肉共に、 30°C 区では 20°C 区と比べ有機酸含量が低かったが、とくに果皮中での低下が著しかった(第17図)。



第16図 巨峰果実の全糖含量に及ぼす果実温の影響

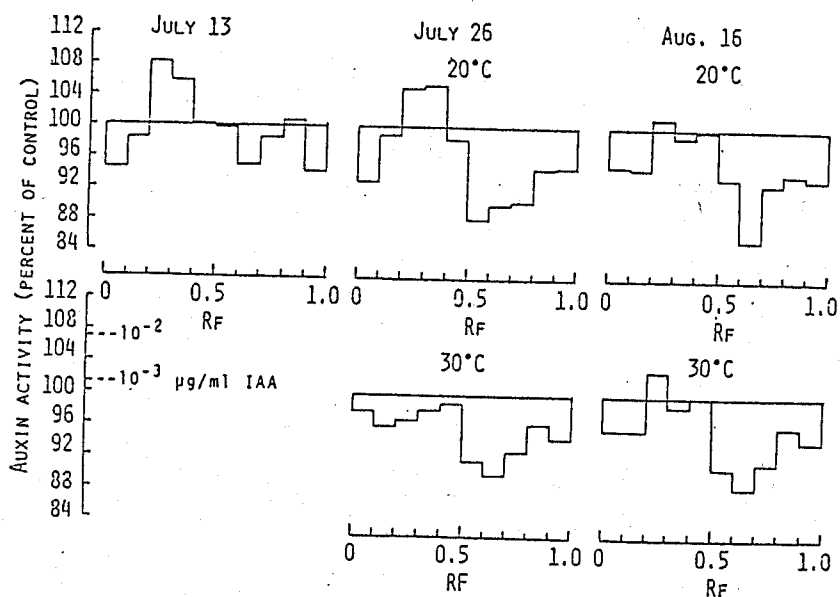


第17図 巨峰果実の有機酸含量に及ぼす果実温の影響

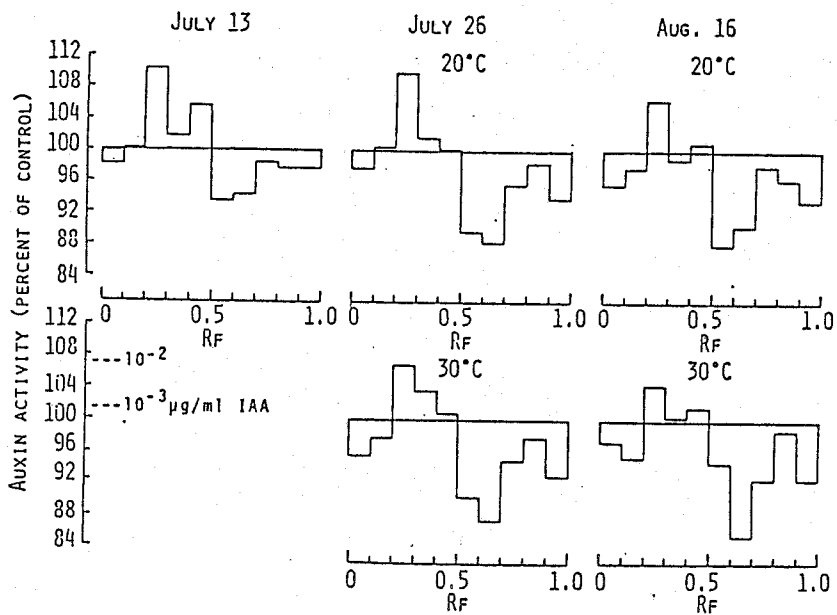
巨峰果実のオーキシン活性は、 R_f 0.3~0.4に認められたが、全体として活性は低いものであった。果皮中のオーキシン活性は処理期間中しだいに低下したが、処理間での差異は明らかではなかった(第18図)。果肉中のオーキシン活性は、果皮中と比べて低いものであったが、処理期間中しだいに低下した。また、処理区間の差異は明らかではなかった(第19図)。

果皮及び果肉中のジベレリン活性は、各処理区共、わずかに認められたのみで、処理区間あるいは処理期間中に変化はなかった(第20、21図)。

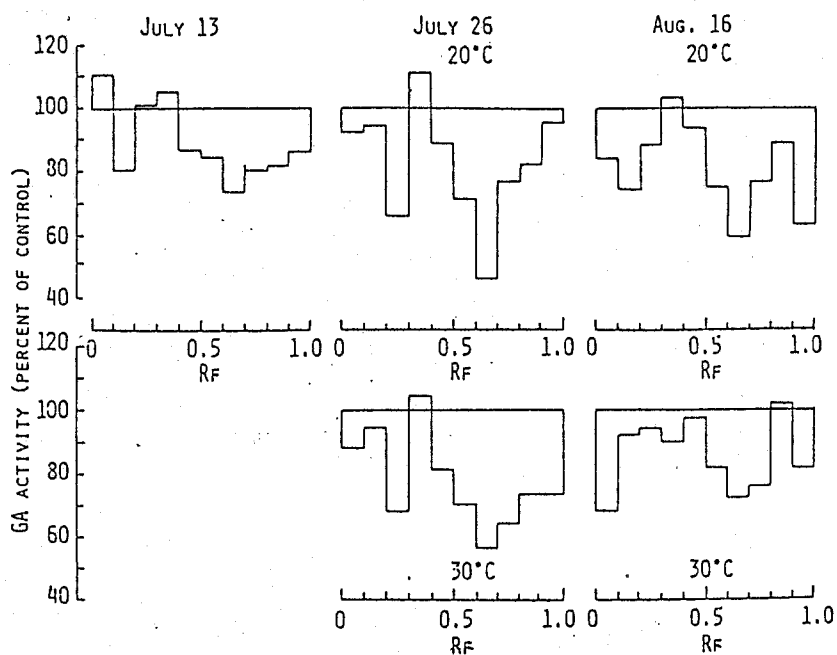
果皮中のサイトカイニン活性は、 20°C 区で処理開始後しだいに低下したのに対し、 30°C 区では処理開始後5週間後にも高い活性が認められた(第22図)。また、果肉中のサイトカイニン活性については、果皮中と比較して活性は低かったが、ほぼ同様の消長のパターンを示した(第23図)。



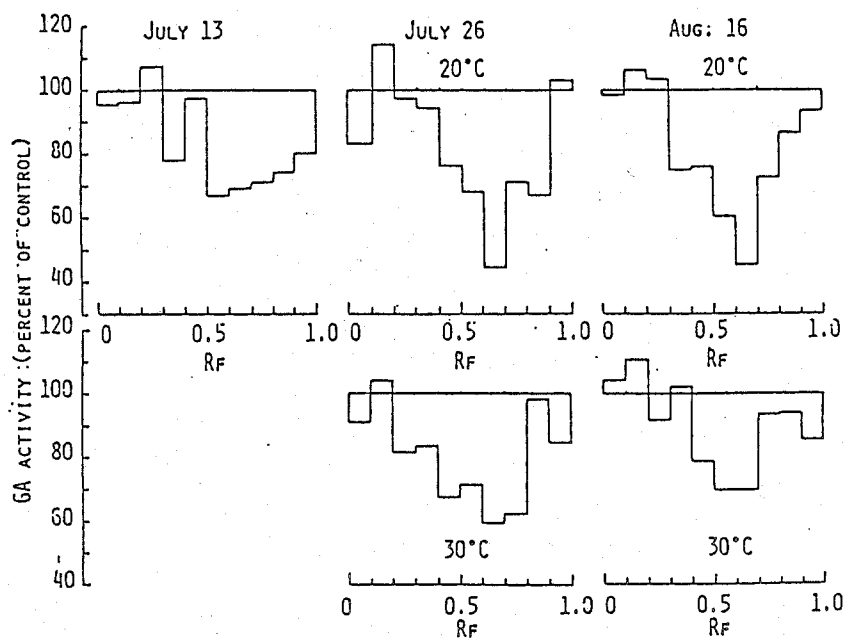
第18図 巨峰果実の果皮中のオーキシシン活性に及ぼす果実温の影響



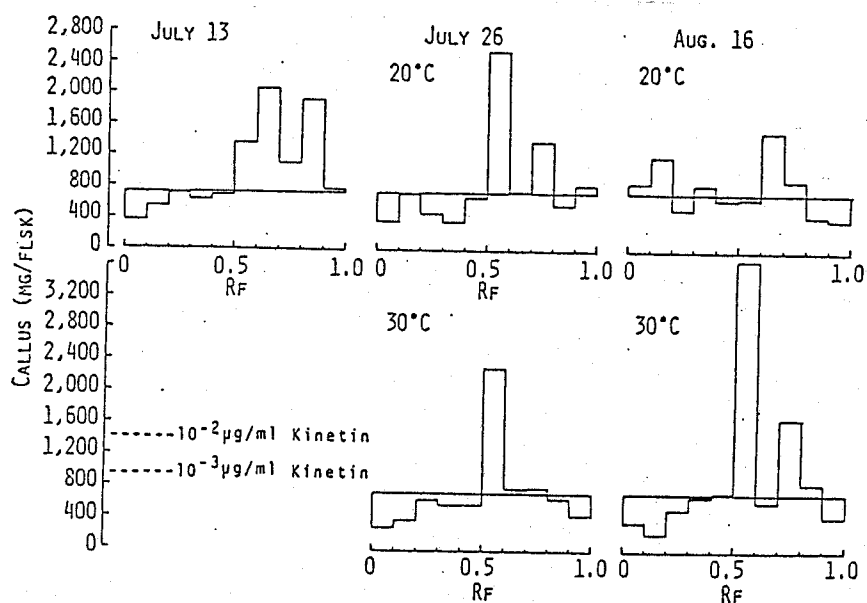
第19図 巨峰果実の果肉中のオーキシシン活性に及ぼす果実温の影響



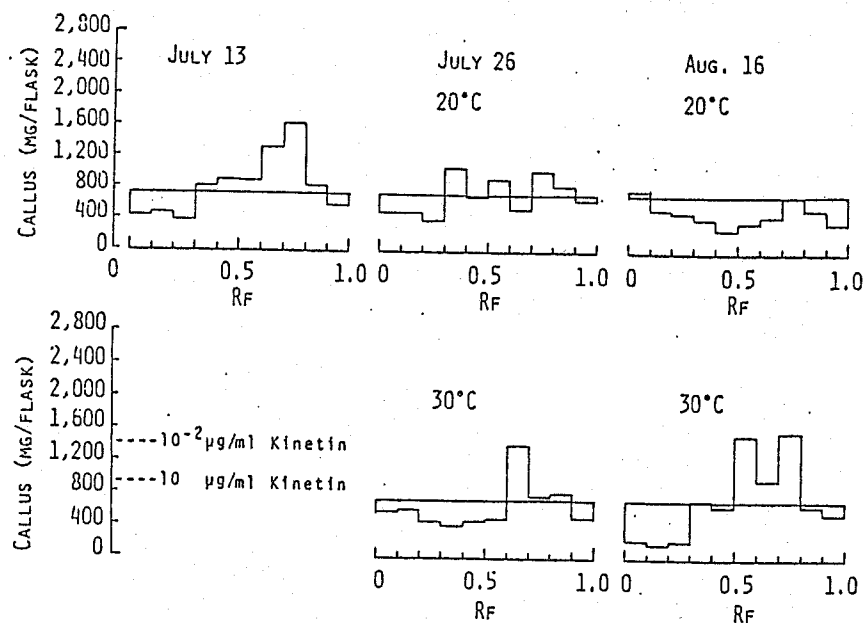
第20図 巨峰果実の果皮中のジベレリン活性に及ぼす果実温の影響



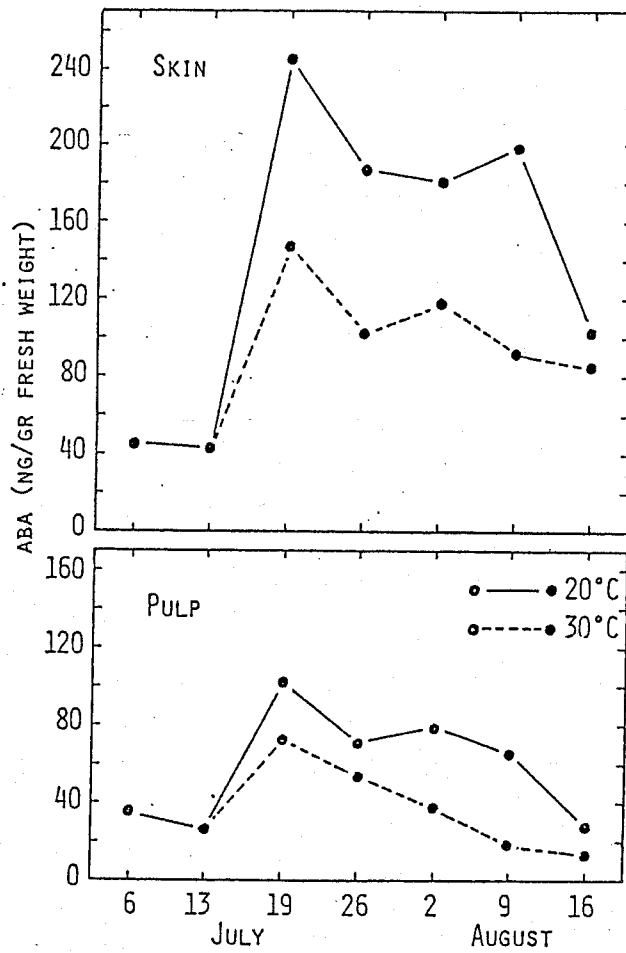
第21図 巨峰果実の果肉中のジベレリン活性に及ぼす果実温の影響



第 2 2 図 巨峰果実の果皮中のサイトカイニン活性に及ぼす果実温の影響



第 2 3 図 巨峰果実の果肉中のサイトカイニン活性に及ぼす果実温の影響

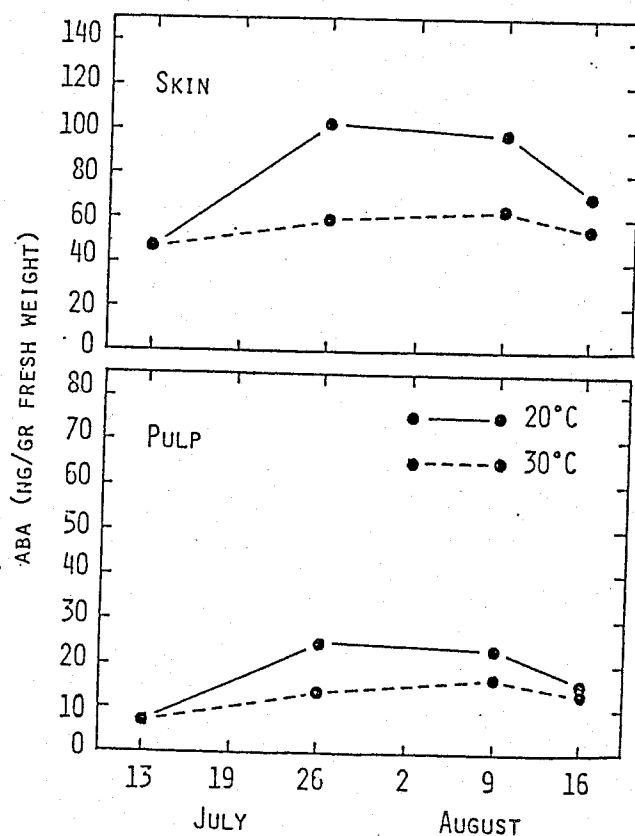


第24図 巨峰果実の遊離型ABA含量に及ぼす果実温の影響

果皮中の遊離型ABA含量は、20℃区、30℃区共に処理開始直後より急激に増加したがその後しだいに減少した。20℃区では、30℃区と比較して増加の程度が著しくその後も高い値を示した。一方、果肉中のABA含量に

についても果皮中の遊離型ABA含量とほぼ同様の消長パターンを示したが、処理期間を通じて果皮中よりも含量が低かった(第24図)。

果皮及び果肉中の結合型ABA含量は、遊離型ABA含量と比べて低い値を示したが、20℃区、30℃区共に遊離型ABAと同様の消長パターンを示した(第25図)。



第25図 巨峰果実の結合型ABA含量に及ぼす果実温の影響

第2節 摘葉とABA処理が果実の着色 と果実内成分に及ぼす影響

前節では、温度環境によりブドウ果実の着色が著しい影響を受け、その際、果実中とくに果皮中のABAレベルに差異の生じることを明らかにした。

ブドウ果実において、ABAは成熟開始期に急激に増加すること、果肉中よりも果皮中においてレベルが高いことなどからも果実の成熟現象のうち、とくに着色との関係が深いものと推察される。

Düring(14)は、ブドウ品種リースリングについて摘葉処理を行ったところ、葉数の減少にしたがって果実中のABAの増加が抑制され可溶性固形物含量も低下することを報告している。リースリングが着色系品種でないことから果実の着色に対する影響については言及していないが、着色系品種においては、摘葉処理がアントシアニン生成に対し何らかの影響を及ぼすものと考えられる。

ここでは、巨峰品種について摘葉とABA処理を組合せて行い、果実の着色及び果実内成分の消長との関係も調査した。

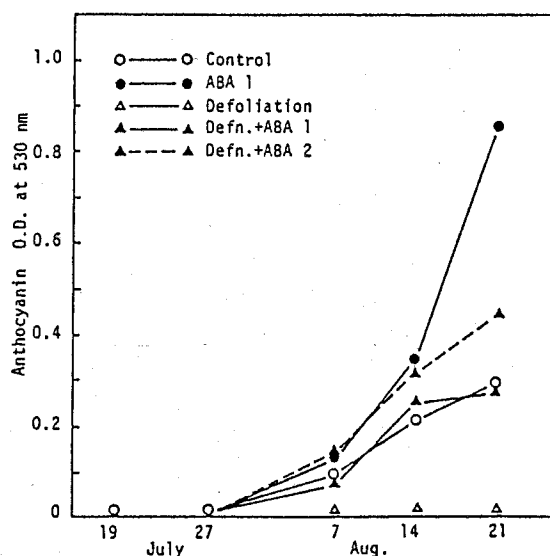
5年生の巨峰鉢植え個体を1新梢1果房に揃え、1果房あたりの果粒数を20粒に制限した。ABA処理及び全摘葉処理は、ベレゾーン期にあたる7月19日に行った。なお、処理の組合せは以下のとおりである。

1. 対照区
2. 無摘葉 + ABA 1000 ppm
3. 全摘葉
4. 全摘葉 + ABA 1000 ppm 1回処理(7月19日)
5. 全摘葉 + ABA 1000 ppm 2回処理(7月19日, 7月26日)

ABA処理は、0.05% Tween 20加用の70%エタノール溶液を用いた。

処理後、果実を経時的に採取し、アントシアニン含量、可溶性固型物含量、滴定酸含量、果皮中の全糖含量及びABA含量について前節と同様の方法により測定を行った。

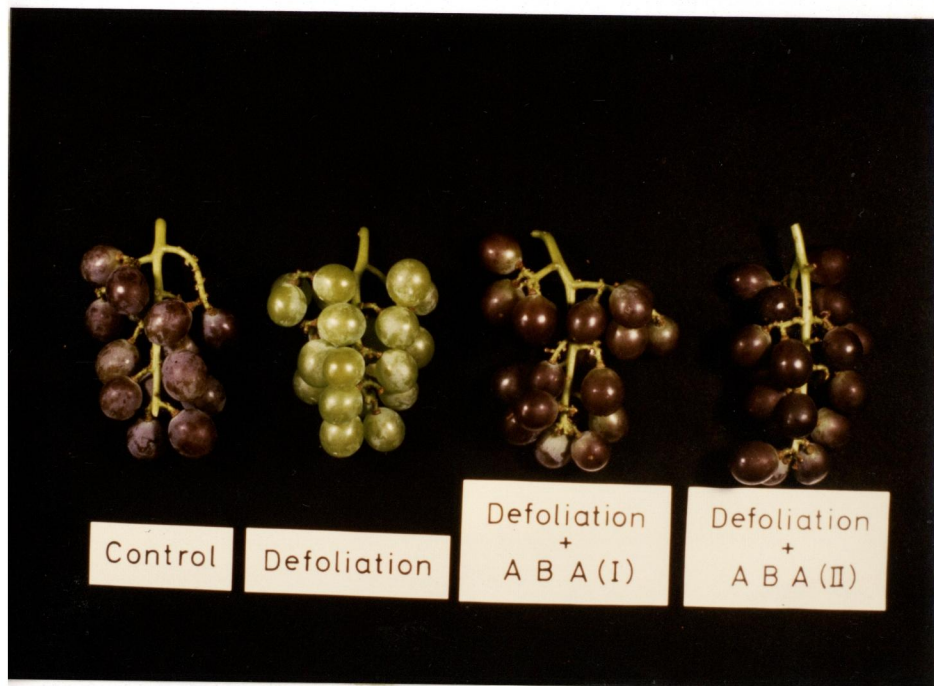
その結果、果皮中のアントシアニン含量は、



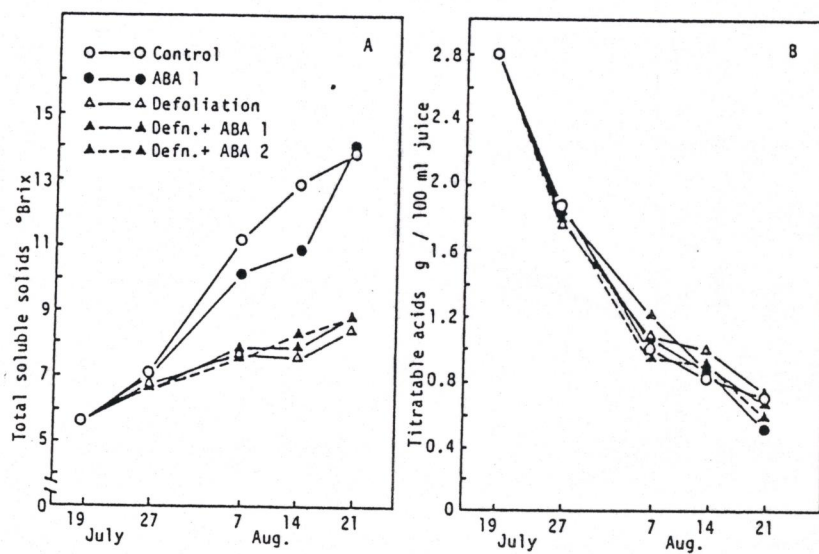
第26図 巨峰果実のアントシアニン含量に及ぼす摘葉とABA処理の影響

全摘葉処理により完全に抑制された。これに対して、全摘葉処理も行った場合にも果房にABA処理を行うことでアントシアニン生成は回復し対照区と同程度(1回処理)あるいはそれ以上(2回処理)のレベルにまで達した。無摘葉でABA処理を行った場合、最も高いアントシアニン含量を示した(第26、27図)。

果汁中の可溶性固形物含量の増加は、ABA処理の有無に係わらず、摘葉処理により著



第27図 巨峰果実の着色に及ぼす摘葉とABA処理の影響

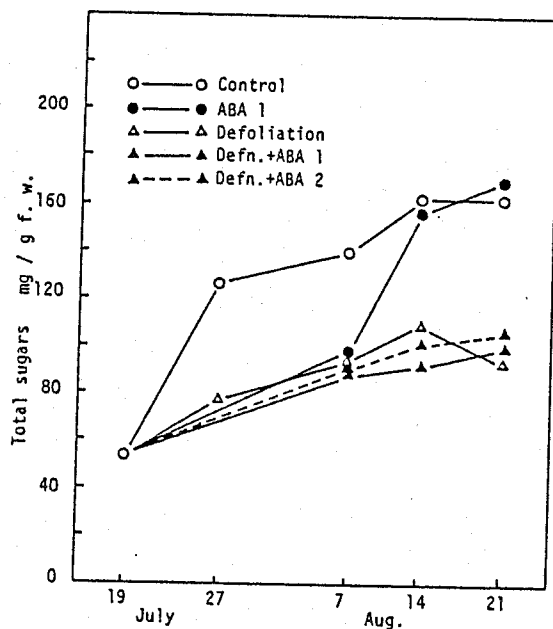


第28図 巨峰果実の可溶性固形物含量 (A) 及び
滴定酸含量 (B) に及ぼす摘葉とABA処理の影響

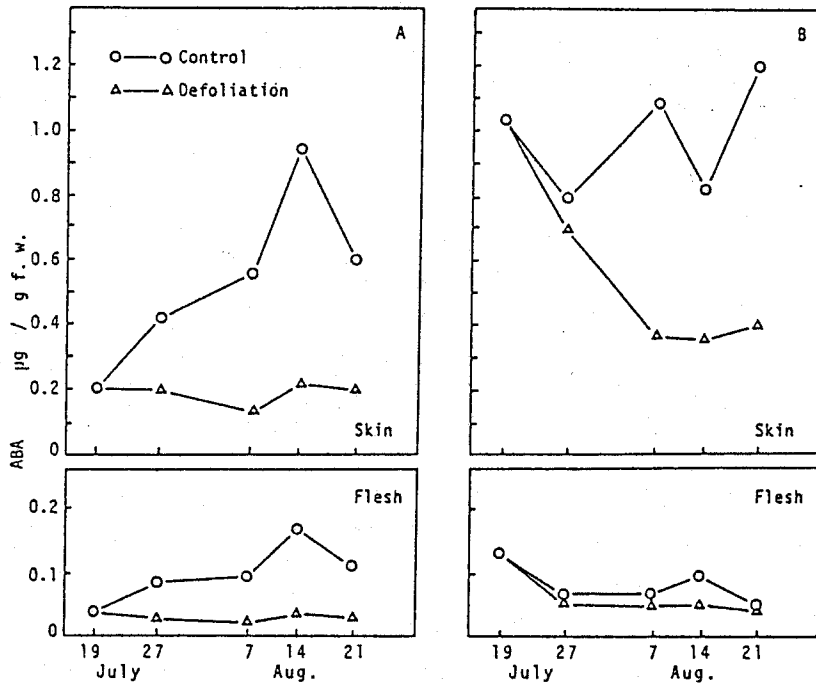
しく抑制された(第28図)。

一方、滴定酸含量は処理後急速に減少したが、処理区間での差異は認められなかった(第28図)。

果皮中の全糖含量については、可溶性固形物含量の消長とほぼ同様の傾向が認められたが無摘葉区で ABA 処理により処理直後全糖含量の増加がやや遅れる傾向にあった(第29図)。



第29図 巨峰果実の果皮中の全糖含量に及ぼす摘葉とABA処理の影響



第30図 巨峰果実のABA含量に及ぼす摘葉処理の影響。A：遊離型、B：結合型。

果皮及び果肉中の遊離型ABAは対照区において処理開始後急激に増加したが、全摘葉区ではその増加は完全に抑制された。対照区の結合型ABAは処理期間中ほぼ一定のレベルを維持したが、摘葉区ではしだいに減少する傾向にあった。これに対して果肉中の結合型ABAは摘葉によって影響を受けなかった(第29図)。

第3節 考 察

ブドウ果実のアントシアニン生成の適温について小林ら(46)は、デラウエアでは $20^{\circ}\text{C}/20^{\circ}\text{C}$ あるいは $25^{\circ}\text{C}/25^{\circ}\text{C}$ 、昼/夜温にあると報告している。一方、若名ら(70)(71)は果房周辺の温度と樹体周辺の温度と別に制御した実験から、果実の着色は果実周辺の温度の影響をより強く受けていること、またその適温はデラウエアにおいても巨峰においても $15\sim 30^{\circ}\text{C}$ の範囲では 15°C にあることを報告している。

本実験においても、果実温 20°C 区において 30°C 区と比べ高いアントシアニン含量が認められた。

これに対して、マスカット・ベリー-A果実においては、デラウエアや巨峰と比べ、 30°C 下でも相当量のアントシアニンの蓄積が認められたことから、品種間で温度に対する感受性が異なることが明らかになった。このうち、巨峰は、アントシアニン含量の比較的高い品種でありながら、高温下でのアントシア

ニン生成の抑制の程度が大きく、温度に対する感受性の高い品種であると思われた。このことは、暖地での巨峰栽培上問題となる着色不良の一因となっているものと考えられる。

Kliwer ら (45) は、温度環境と果実の着色の関係について調査した結果、アントシアニン含量の多い品種(例、カベルネ・ソウビニオン、ピノ・ノア)は高温条件下でもある程度のアントシアニンを生成するが、アントシアニン含量の少ない品種(例、トウケイ)では、まったくアントシアニンを生成しないことも見出し、品種間のアントシアニン含量の差異が温度に対する感受性と関係すると考えている。

アントシアニンは、ベンゼン環にOH基を有するフェノール性物質の一つであり、その生合成経路には多くのフェノール性前駆物質が介在することが知られている。

本実験においては20℃区で全フェノール含量に著しい増加がみられたのに対し、30℃区ではわずかに増加が認められたのみであったことから、アントシアニンを含めてフェノール

性の前駆物質及び類縁化合物の生合成は比較的低温で促進されるものと思われた。

アントシアニンの生合成経路については、いまだに不明な点もあるが、一般には糖を基質としてシキミ酸→ケイヒ酸→フラベノール→アントシアニジン→アントシアニンに至るものと考えられている(78)。

この系の内でフラベノールからフラバン-3,4ジオールを経て、さらにその重合によって生成されると考えられているロイコアントシアニンは、正くからアントシアニンの前駆物質ではないかと考えられてきた。この説に対しては肯定的な報告(2)や否定的な報告(21)の両者がある。本実験においては、果実のアントシアニン蓄積との間に一定の関係は認められなかった。

内藤(55)は、シャクとブドウ果実のアントシアニン生成の関係を調査した結果、アントシアニン生成能の低い品種では、前駆物質→アントシアニンの生合成経路が、シャク処理によって前駆物質→ロイコアントシアニンの経

路に変化している可能性も推察しているが、本実験の結果からは高温条件下でそのような変化が起っていることは考え難かった。

これまで、ブドウ果実の可溶性固形物含量とアントシアニン含量との間に正の相関関係のあることが知られている(55)。これに対して Pirie と Mullins (61)(62) は、アントシアニン含量と関係しているのは果汁中の糖含量ではなく果皮中の糖含量であると述べている。また、Creasy (10) は、リンゴ旭果実のアントシアニン生成に対する低温の影響も調査した実験からアントシアニン生成と関係するのは、果皮のうちでもアントシアニン生成の行れる表層中の糖含量であろうと推察している。

本実験においては、 20°C 区ではアントシアニンの蓄積に平行して果汁中の可溶性固形物含量や果皮中の全糖含量が増加したことから自然状態では、アントシアニン生成に対し、糖の蓄積は前提条件となるかも知れないが、果実温処理間にみられるように、 20°C 区と 30°C 区間でアントシアニン含量の差異が著しい

にも係らず、可溶性固形物含量や着色期前半の果皮中の全糖含量に差異が認められなかったことは、温度処理による果皮中のアントシアニン蓄積に対する影響について果皮あるいは果肉中の糖含量が必ずしもアントシアニン生成に対する制限要因にはなっていないことを示唆している。

このことについて Wicksら(83)は、Ribier及び Emperor 品種について果房のしゃ光及びエセフオンの葉面散佈を行ったところ、両品種共果実のアントシアニン及びフェノール含量に著しい影響を及ぼしたにも係らず、果汁中の可溶性固形物含量あるいは、果皮中の糖含量に差異はなく、糖のレベルが果皮中のフェノール蓄積の制御要因とはなっていないと結論している。

ブドウ果実の成熟と内生生長調節物質との関係について、これまでの研究から、果実の成熟の開始は果実中のオーキシンと ABA のレベルによって調節されているものと推察されている(9)(33)。

ブドウ果実中のオーキシンレベルは発育初期に高くその後しだいに低下し、ベレゾーン直前には極めて低いレベルに達すると考えられている(35)。

本実験においても、温度処理開始以後の果皮及び果肉中のオーキシン活性は共に低く処理区間にも差異は認められなかった。

また、ジベレリン活性についても処理開始以後の活性は低く、アントシアニン蓄積との関連は明らかではなかった。

一方、成熟期において、ブドウ果実中のサイトカイニン活性は発育初期に比べて低いことが報告されている(35)が、本実験では果皮中で高い活性が認められ、とくに高温区でより高かった。

サイトカイニンは一般に細胞の分裂活性を高めるばかりでなく組織の老化を抑制する働きをもっと考えられており、アントシアニン生成と何らかの関連があることが推察された。

果実中のABA含量は、成熟の開始に先立って急激に増加すること、また、ベレゾーン

直前のABAの果房浸漬処理により、成熟の開始が早まることが報告されている(33)。本実験では、20℃区と比較して30℃区ではABAの蓄積が抑制されることが明らかになったがベレゾーン期以後に処理を開始した結果であることも考えると、このABAレベルの差異は成熟の開始に対してよりむしろ、その後の成熟過程の進行に対して影響をもたらすものと思われた。

温度環境と果実のABAの蓄積に関して、宇都宮ら(74)は、ウンシュウミカン果実について、やはり果実周辺部の温度も樹体から独立して制御した結果、15℃、23℃、30℃の間では、果実温の低いほどABA含量の増加開始が早まり、30℃では増加の程度は小さく、とくに遊離型ABAは、ほとんど増加しなかったことを見出している。

これらの事実は、低温がABAの生合成に対して促進的に作用し、高温は逆に抑制的に作用することを示唆している。

一方、ABA処理によるアントシアニン生

成の促進について松井(52)は、しゃ光下でアントシアニン生成が抑制されているブドウや果実について、ABA処理すると、糖含量には変化がなかったにも係わらずアントシアニンの発現が認められることから、ABAがとくにアントシアニン生成に対し直接的に作用している可能性を述べている。

これらの事実から、温度環境の変化に伴う内生のABAレベルの変動は、アントシアニン生成の制御因子として作用をしているものと推察された。

次に、摘葉処理に伴うブドウ果実中のABA含量の変化については、これまでに相反する2つの報告がなされている。Düringら(14)は、ブドウ、リースリングについて摘葉処理を行ったところ、葉数の減少に従って果実中のABA含量の増加がより大きく遅延され、その際可溶性固形物含量の増加も抑制されたとしている。さらに、果房上部の節間や果軸に注入された¹⁴C-ABAが果実に移動することや連続的なABAの注入が果実の成熟を促進す

ることなどから、成熟開始期に果実に蓄積するABAの多くは葉より転流してくるものであろうと考察している。

これに対して、傍島ら(64)は無核化したデラウェア果実について、ベレゾーン直後に新梢を全摘葉したところ、果実の成熟の指標として用いたフラクトース含量は増加が抑制されたにも係わらず、果実中のABAは摘葉の有無に係わらず増加したと述べている。

本実験では、ベレゾーン期の摘葉処理により果実及び果肉中の遊離型ABA含量の増大は抑制され、また結合型ABA含量も果皮中では減少する傾向にあり、Duringらの結果と一致していた。

しかしながら、果実に蓄積するABAが葉で合成され転流してくるという可能性の他に、果実内で合成されるABAの基質あるいは前駆物質の果実への移動が摘葉により妨げられることも考えられる。また、傍島らの結果との不一致については、品種による反応性の相違あるいは有核果と無核果の相違なども関係

関係しているかもしれない。

全摘葉によってABAや糖のレベルが低下した果実においては、アントシアニンの蓄積は全く認められなかったが、ABAを処理することにより、かなりの量のアントシアニンの蓄積が認められた。しかし、その場合、果皮あるいは果汁中に糖の蓄積の促進を伴ってはいなかった。また、無摘葉の場合にもABA処理によりアントシアニン含量は増えたが、糖含量の増加が促されることはなかった。

このことは、与えられたABAは、組織中の糖含量の増加に影響することなくアントシアニン生成を促進することを示唆している。

第4節 摘 要

異なる温度条件下におけるブドウ果実の着色と果実内成分の消長との関係について調査を行った結果以下の事実が明らかとなった。

1. 果実温30℃区では、20℃区と比較してアントシアニンの蓄積は著しく抑制された。

2. 果皮中の全フェノール含量は、 20°C 区で処理開始後3週間目まで急速に増加し、その後は次第に減少したが、 30°C 区では急激な増加は認められなかった。果皮及び果肉中のニコアントシアニン含量については、処理間に差異は認められなかった。

3. 果皮中の全糖含量は処理開始後しだいに増加したが、 20°C 区では処理開始後4週間目まで増加が続きその後やや減少した。果肉中の全糖含量もまた処理開始後しだいに増加したが処理間での差異はなかった。

4. 果皮中及び果肉中の有機酸含量は、 30°C 区で 20°C 区でよりも大きく減少し、また果皮中での酸含量の低下は果肉中に比べて大きかった。

5. 果皮及び果肉中のオーキシン及びジベレリン活性は処理期間を通じて共に低いレベルであった。

6. 果皮中のサイトカイニン活性は、 20°C 区では次第に低下したが、 30°C 区では増加する傾向が認められた。果肉中のサイトカイニ

ン活性についても同様の傾向が認められた。

7. 果皮及び果肉中のABA含量は処理開始後増加し、とくに果皮中での増加が著しかった。一方、果実温処理間では、 20°C 区において、 30°C 区と比較して増加の程度が大きくその後も高い値を示した。

次に、ブドウ果実の着色に対する摘葉処理とABA処理の影響を調査した結果、以下の知見が得られた。

1. ベレゾーン期の全摘葉により果実のアントシアニン生成は著しく抑制された。

2. 果皮中の糖含量及び果汁中の可溶性固形物含量の増加は摘葉処理により抑制された。

3. 果汁中の滴定酸含量は、処理後減少したが、処理間で差異は認められなかった。

4. 果皮中の遊離型ABAは、ベレゾーン期以後増加したが、摘葉処理により増加が抑制された。果肉中の遊離型ABAについても同様の傾向が認められた。

5. 果皮中の結合型ABAは、摘葉処理により減少したが、果肉中のABAは、摘葉処

理によって影響を受けなかった。

6. A B A 処理により、摘葉した個体の果実においてもアントシアニンの蓄積が認められたが、果皮中の糖や果汁中の可溶性固形物含量に大きな影響はなかった。

第2章 L-フェニルアラニンアンモニアリアーゼの活性と果実の着色との関係

着色品種の主要な色素であるアントシアニンは、シキミ酸経路に由来するフラボノイド化合物である。

この経路において、L-フェニルアラニンアンモニアリアーゼ(PAL)(E.C. 4.3.1.5.)は、L-フェニルアラニンからトランス桂皮酸への転換を触媒し、フェニール物質の生合成に係わる key enzyme として重要な役割を果たしているものと考えられている(7)(12)(13)(15)(16)(32)(51)(69)(78)。

本章では、まず、着色程度の異なるブドウ3品種についてPAL活性及びアントシアニン生成の経時的変化を調査した。

次いで、温度、光及び数種の生長調節物質が果実のPAL活性及びアントシアニン生成に及ぼす影響について検討を行った。

第1節 3品種のブドウ果実における P A L 活性及びアントシアニン生 成の経時的変化

マスカット・オブ・アレキサンドリア、巨峰、
及びスーパー・ハンブルグの成木を用いた。

6月11日から8月24日まで1週間毎に各々
の品種につき50果粒を採取し、10果粒をた
ちにはPAL活性及びアントシアニン含量の測定
に用いる残りは凍結保存し他の分析に用いた。

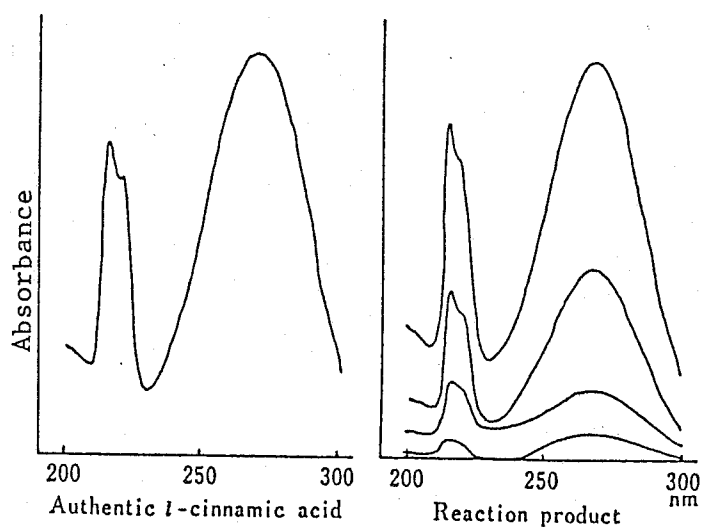
PAL活性の測定は、FaragherとCharmers
(20)の方法に基づいて行った。すなわち、果実
試料2gを2-メルカプトエタノール(20mM)を含む
10mlの0.1M borate buffer (pH 8.8) 中で、ポリク
ラ-A T (0.25g/g.f.w) を加えて磨砕した。こ
れに20mlの borate buffer を加えてホモジナイ
ズした後15000gで30分間遠心分離した。そ
の上澄液20mlに対して硫酸アンモニウムを70%
飽和まで加えタンパクを沈澱させた後15000g
で15分間遠心分離した。沈澱は5mlの borate
buffer に再溶解し、これを粗酵素液とした。

これらの操作はすべて 4°C 下で行った。

PAL 活性は、Koukol と Conn (48) の方法に従ってトランス桂皮酸の生成速度を 268nm の吸光度で測定する方法で行った。すなわち、 1ml の $25\mu\text{M}$ L-フェニルアラニンに 2ml の粗酵素液を加えた反応液を 37°C で 3 時間インキュベートした。この際、対照として L-フェニルアラニンのかわりに蒸留水を加えたものを用いた。 0.1ml の 6N-HCl を加えて反応を停止した後、 5ml のエチルエーテルで抽出を行った。これを乾固し、 4ml の 0.05N-NaOH に溶解し、 268nm の吸光度を測定した。活性は試料 1g 、新鮮重 / 時間あたりのトランス桂皮酸生成量 (μmol) で示した。

反応生成物の吸収スペクトラムは標品のトランス桂皮酸のそれと一致した(第31図)。また、反応生成物と標品の TLC による co-chromatography の結果は、2 つの溶媒系についてほぼ一致していた(第1表)。

アントシアニン、全フェノール、可溶性固形物、滴定酸及び ABA 含量の測定は、前章



第31図 t-ケーイ皮酸及び反応生成物の吸収スペクトラム

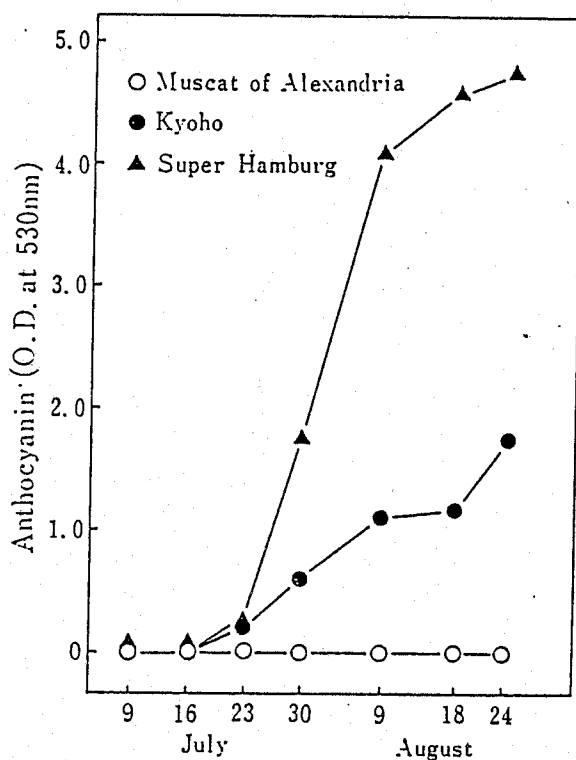
第1表 t-ケーイ皮酸及び反応生成物のTLC上のRf値

Solvent system			Rf value	
			Authentic <i>L</i> -cinnamic acid	Reaction product
Toluene : 5	Methyl formate : 4	Formic acid : 1	0.51	0.50
Benzene : 45	Methanol : 8	Acetic acid : 4	0.72	0.72

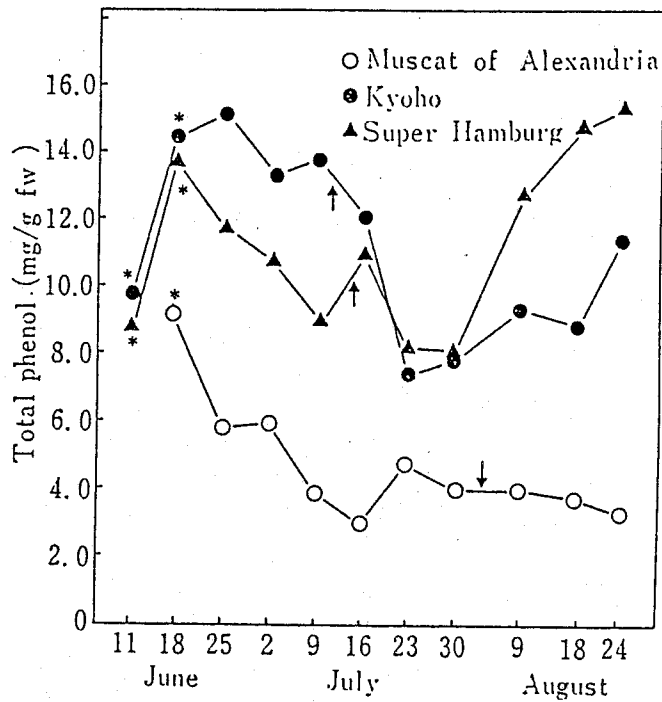
* Plate: Silica gel 60 F254

と同様の方法で行った。なお、ABAの同定は、ガスクロマトグラフ上の保持時間ならびに *Cis,trans*-ABA の *Trans,Trans*-ABA への異性化割合によ、て行、た(50)。

その結果、巨峰及びスーパーハンブルグ果
 実では、ベレゾーン1〜2週間後の7月23日
 より急激なアントシアニンの蓄積が認められ
 その後収穫時まで増加が続いたが、収穫時
 のアントシアニン含量は、スーパーハンブル
 グで巨峰果実の約3倍に達した。これに対し
 てマスカット・オブ・アレキサンドリア果実では
 アントシアニンは全く発現しなかった(第32図)。



第32図 3品種のブドウ果実のアント
 シアニン含量の経時的変化

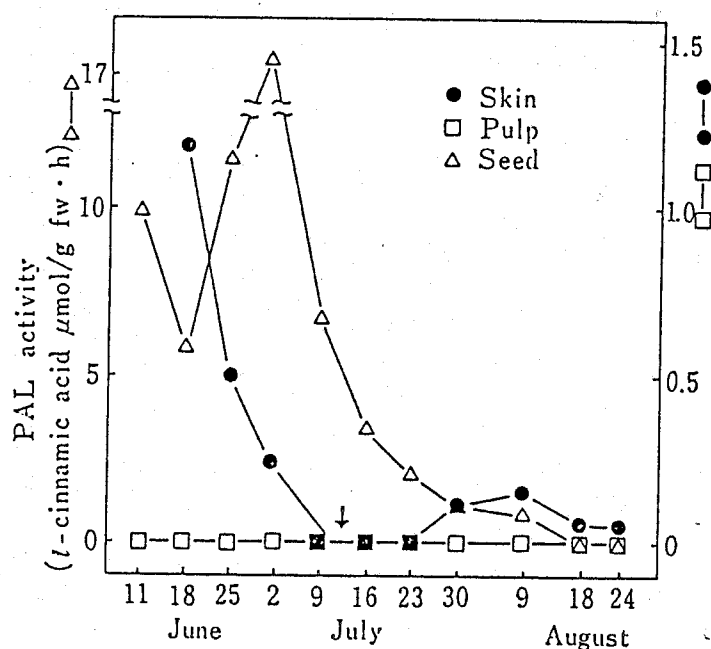


第33図 3品種のブドウ果実の果皮中の全フェノール含量の経時的変化
*: 果実全体、↓: ペレゾーン

巨峰及びスーパーハングル果実では、果実の生長初期に高いフェノール含量が認められたが、その後ペレゾーン1~2週間後までしだいに低下した。しかし、その後再び増加し収穫期まで増加が続いた。収穫時のフェノール含量は、巨峰よりもスーパーハングル果実でより高かった。これに対してマスカットオブアレキサンドリアでは、果実生長の初期に

は比較的高いフェノール含量が認められたが、その後しだいに減少し、成熟期に至っても再び増加することはいなかった。全生長期間を通じて、マスカット・オブ・アレキサンドリア果実では、巨峰及びスーパー・ハンブルグと比較して、フェノール含量は低い値を示した(第33図)。

巨峰果実について、果実の各部位のPAL活性も比較したところ、果皮中では果実生長の初期に高い活性を示し、その後しだいに低

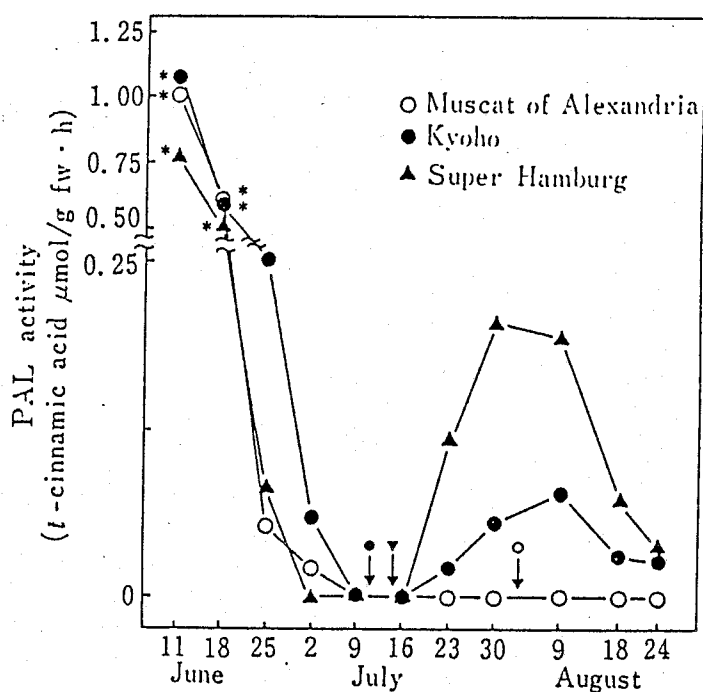


第34図 巨峰果実の各部位におけるPAL活性の経時的変化。↓:ベレゾーン

下して、ベレゾーン期には極めて低いレベルに達したが、成熟期に入ると再び増大した。

種子中では6月25日から7月2日頃に高いPAL活性が認められたが、その後急速に低下し成熟期以降も低いレベルに留った。

これに対して、果皮組織では全期間を通じてPAL活性は極めて低いレベルのままであった(第34図)。



第35図 3品種のブドウ果実の果皮中のPAL活性の経時的変化。*:果実全体
↓:ベレゾーン

3 品種間で P A L 活性の消長を比較した結果、果実発育初期においては、3 品種と同様に高い活性を示したが、成熟期直前まで急激に低下した。成熟期において P A L 活性は巨峰及びスーパー・ハングルグで再び上昇した。その程度は、スーパー・ハングルグでより大きかった。これに対してマスカットオブ・アレキサンドリアでは成熟期においても活性の再上昇は認められなかった(第35図)。

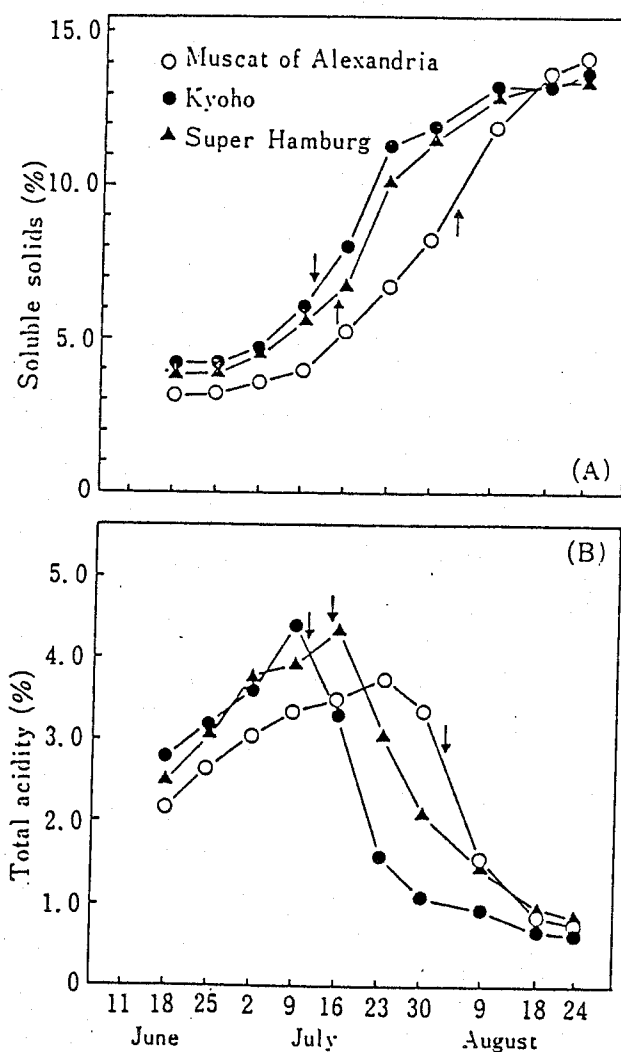
果汁中の可溶性固形物含量は、各々の品種の成熟期においてしだいに増加した。一方、滴定酸含量は生長初期から各々の品種のベレゾーン期までしだいに増加したが、その後急激に減少した(第36図)。

果皮中の全糖含量は、各々の品種について、成熟期に急速に増加した(第37図)。

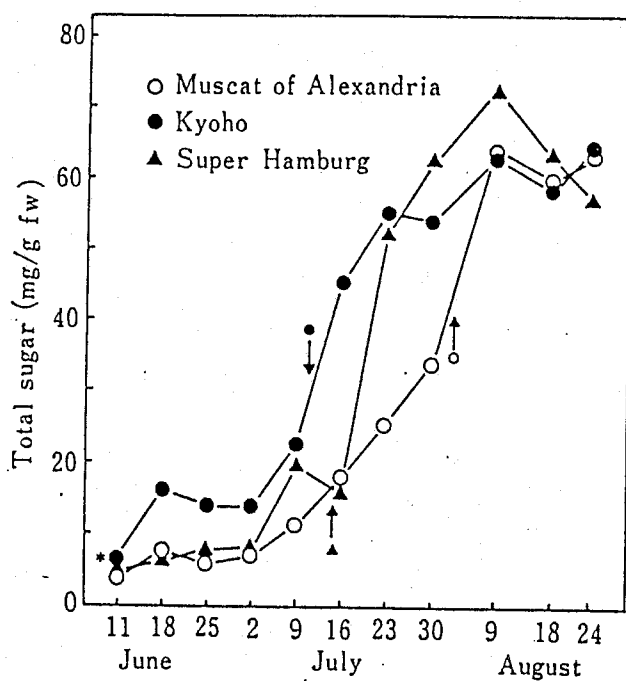
巨峰及びスーパー・ハングルグ果実の果皮中の遊離型 A B A 含量は、ベレゾーン期以後、急激に増大した。一方、マスカットオブ・アレキサンドリアではベレゾーン前にすでに A B A の増加が始まっていたが、ベレゾーン以降の

増加が著しかった。

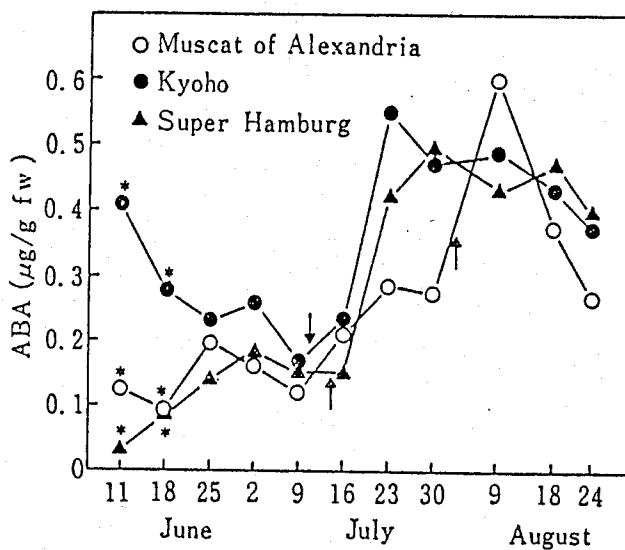
成熟期における A B A の最大蓄積量には、品種間での差異は認められなかった(第38図)。



第36図 3品種のブドウ果実の果汁中の可溶性固形物含量：A 及び滴定酸含量：B の経時的変化



第37図 3品種のブドウ果実の果皮中の全糖含量の経時的変化



第38図 3品種のブドウ果実の果皮中のABA含量の経時的変化
* : 果実全体、↓ : ペレゾーン

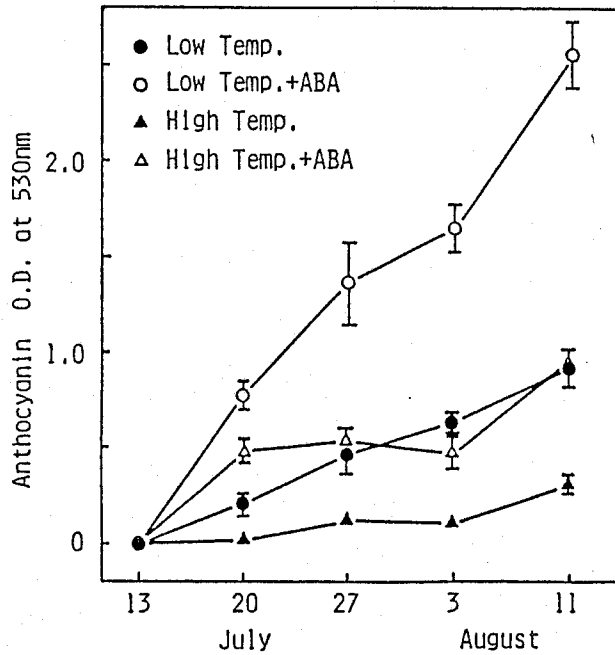
第2節 PAL活性及びアントシアニン 含量の消長に及ぼす温度、光 及び生長調節物質の影響

第1項 PAL活性及びアントシアニ ン含量の消長に及ぼす温度と ABA処理の影響

温度処理は、室温を $30^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ 昼/ $25^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ 夜(高温区)及び $20^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ 昼/ $15^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ 夜(低温区)に設定した制御室内で行った。ベレゾン直前の7月13日に、5年生の鉢植え巨峰樹を制御室に搬入した。各々の個体は1新梢1果房とし、1果房あたり20粒に揃えた。

各区の半数の個体には、1000 ppm ABA(0.05% Tween 20加用70%エタノール溶液)を温度処理開始時に果房に噴霧処理した。

その結果、低温区においては果実のアントシアニンの含量は、処理開始後増加を開始したが、高温区では実験期間を通じてわずかの量のアントシアニンが蓄積したのみであった。



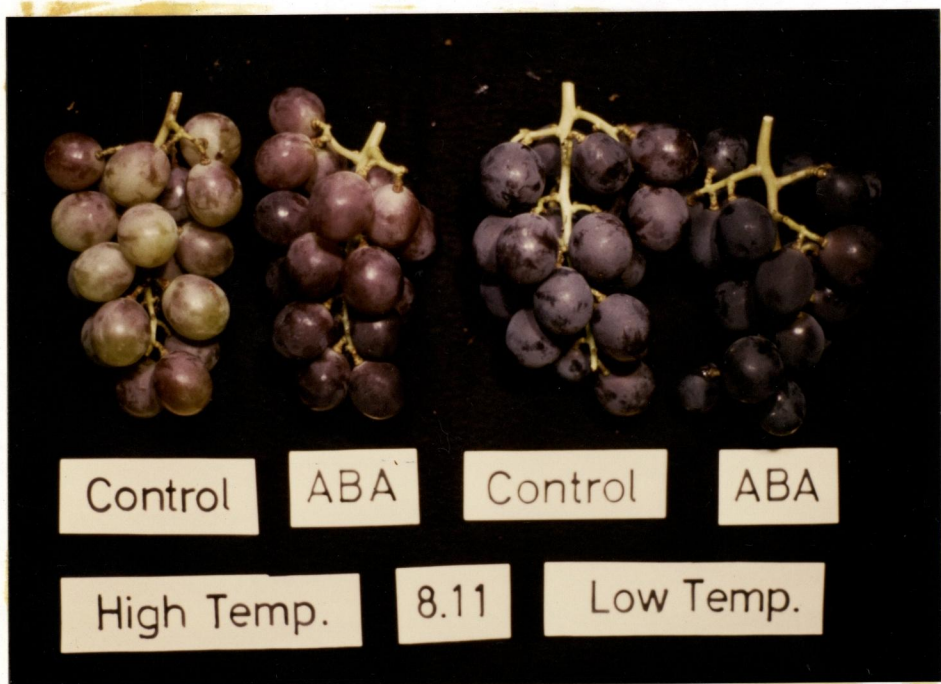
第39図 巨峰果実の果皮中のアントシアニン含量に及ぼす温度とABA処理の影響

ABA処理は低温区で著しくアントシアニンの蓄積を促した。さらに高温区においてもABA処理により低温区のABA無処理区とほぼ同程度のアントシアニンの蓄積が認められた(第39, 40図)。

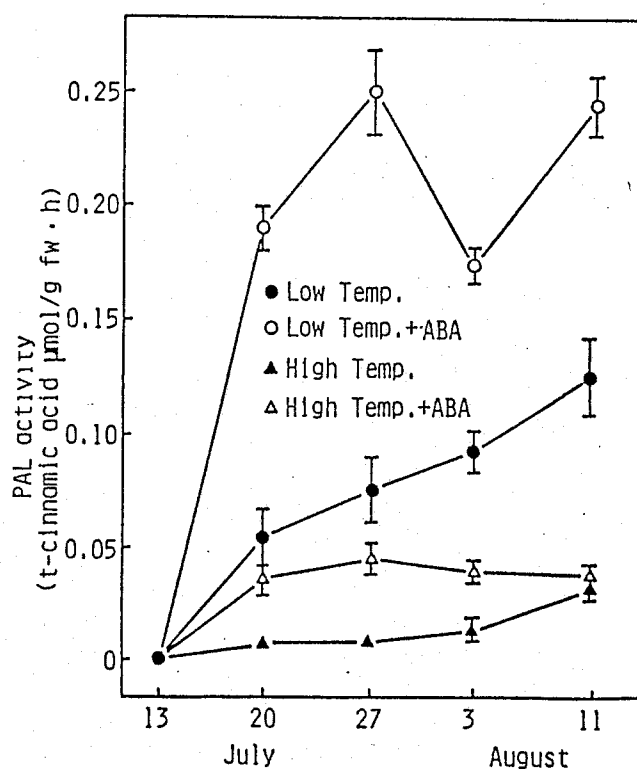
PAL活性は、アントシアニンの消長パターンとほぼ同様に変化した。ABA処理は、低温区においてPAL活性を著しく増大したが、高温区での促進効果はやや小さかった(第

41図)。

果汁中の可溶性固形物含量には処理区間で明らかな差異は認められなかった。また、果汁中の滴定酸含量は高温区で低温区より少ない傾向にあったが、ABA処理による影響は認められなかった。



第40図 巨峰果実の着色に及ぼす温度とABA処理の影響



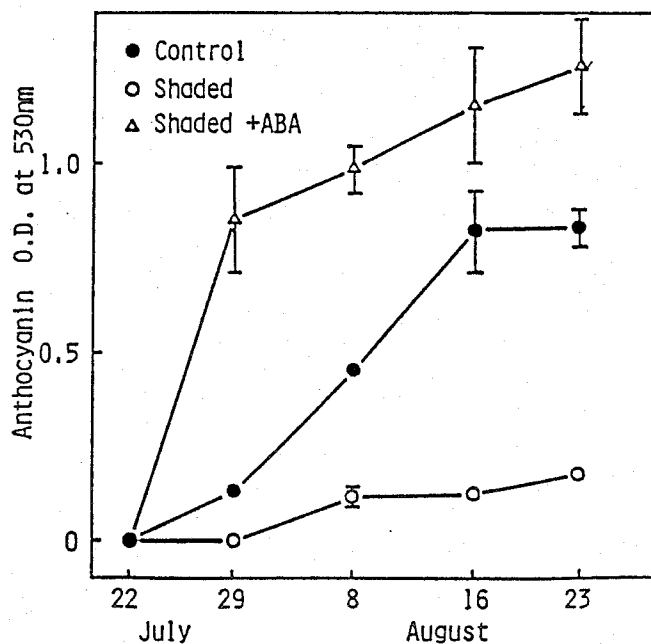
第41図 巨峰果実の果皮中のPAL活性に及ぼす温度とABA処理の影響

第2項 PAL活性及びアントシアニン含量の消長に及ぼすしゃ光とABA処理の影響

巨峰及びスーパーハングルの成木を用いた。1新梢1果房とし、1果房あたり20粒に揃えた。各々の品種のベレゾーン期(巨峰:7月

22日、スーパー・ハンブルグ：7月16日）に、20果房をアルミニウムホイルで完全しゃ光した。そのうち半数の個体については、しゃ光直前に前項と同様の方法で調製した1000 ppm ABAを噴霧処理した。対照区の果房には通常のハトロコン紙袋をかけた。

その結果、果房のしゃ光処理により巨峰果実のアントシアニンの蓄積は、著しく妨げられた。しかし、しゃ光下においても、ABA処理を行うことによりアントシアニン生成は



第42図 巨峰果実の果皮中のアントシアニン含量に及ぼすしゃ光とABA処理の影響

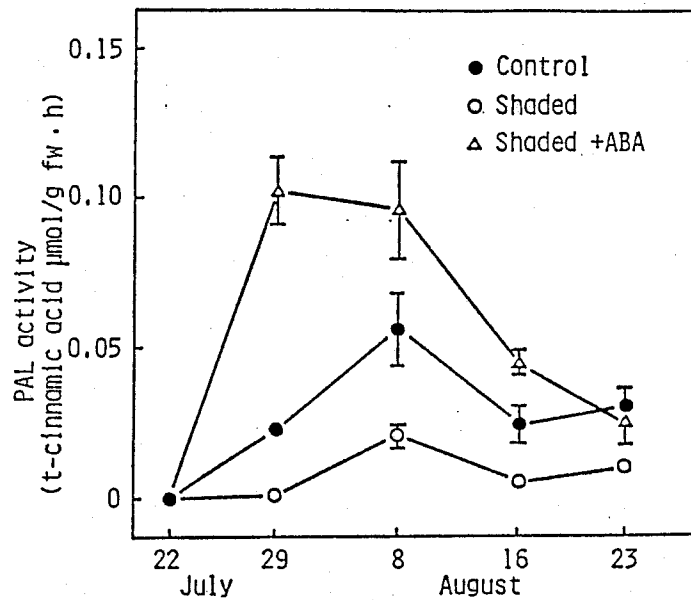
大きく促進された(第42,43図)。



第43図 巨峰果実の着色に及ぼすシャ光とABA処理の影響

一方、PAL活性は、アントシアニンの蓄積とほぼ同様のパターンを示したが、処理後ピークに達した後、しだいに低下した。また、ABA処理によりPAL活性の増大が著しく促進された(第44図)。

巨峰果実の場合とは異って、スーパーハンブルグ果実ではシャ光下においても対照区の約半分程度のアントシアニンも蓄積した。

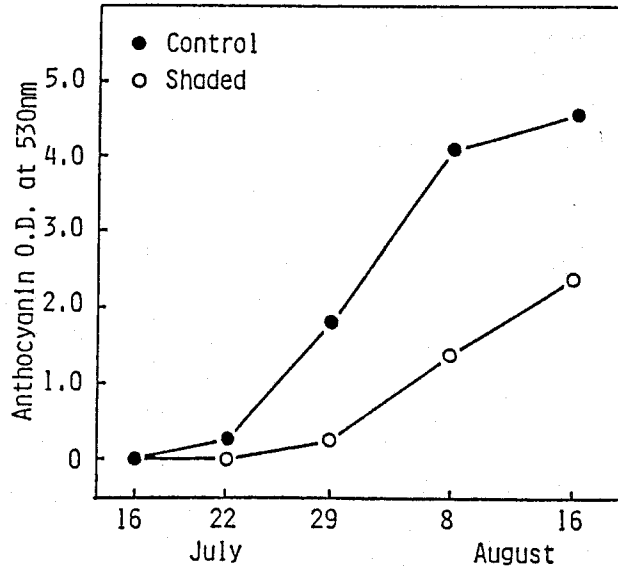


第44図 巨峰果実の果皮中のPAL活性に及ぼす
しゃ光とABA処理の影響

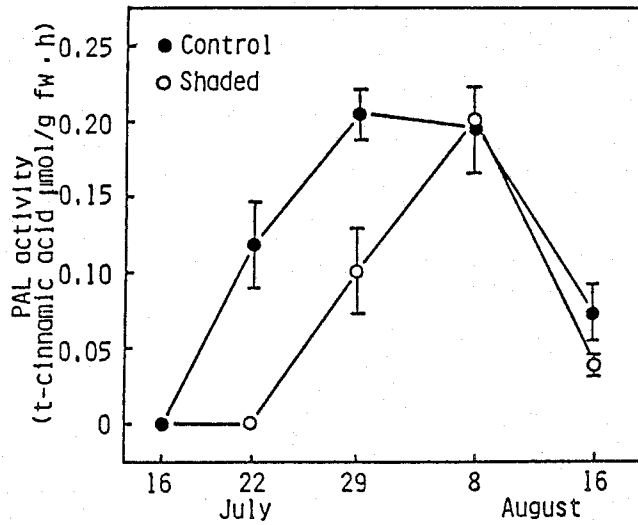
しゃ光下ではPAL活性の上昇開始が対照区と比較して1週間程度遅れたが、10日後にはほぼ同じレベルにまで達した(第45,46図)。

収穫時に、可溶性固形物含量は対照区と比較して、しゃ光区では、巨峰で2%、スーパージンブルグで3%低下したが、ABA処理により影響は受けなかった。

滴定酸含量に対しては、すべての処理間に差異は認められなかった。



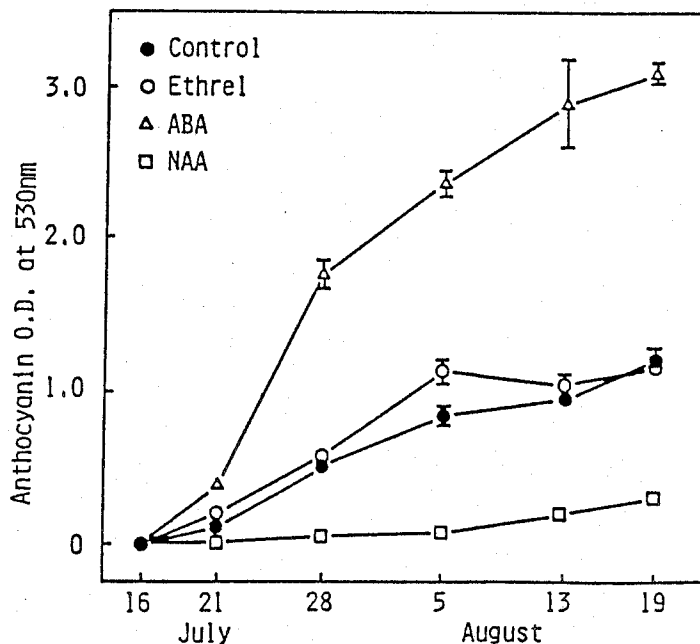
第45図 スーパーハンプルグ果実の果皮中のアントシアニン含量に及ぼすシャ光の影響



第46図 スーパーハンプルグ果実の果皮中のPAL活性に及ぼすシャ光の影響

第3項 PAL 活性及びアントシアニン 含量の消長に及ぼす生長調節物 質の影響

巨峰成木を用い、処理前に前項と同様に果
房の状態を整えた。ベレゾーン期にあたる 7
月16日に1区20果房について NAA 200 ppm ,
Ethrel, (2-chloroethyl) phosphonic acid 500 ppm 水溶
液及び ABA 1000 ppm 70% エタノール溶液を
噴霧処理した。



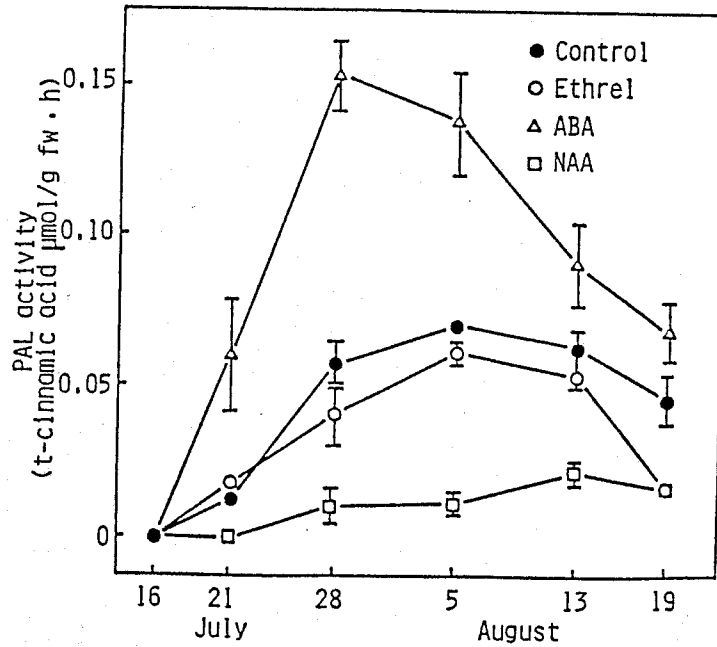
第47図 巨峰果実の果皮中のアントシアニン含量
に及ぼす生長調節物質の影響

その結果、圃場条件下においても、ABAは巨峰果実のPA活性及びアントシアニンの蓄積を著しく促進した。これに対してNAAは、両者を強く抑制した(第47, 48, 49図)。

対照区の実果において、果皮中のABA含量はベレゾーン後しだいに増加し、3週間後には最大値に達した。ABA処理した果実の果皮中のABA含量は対照区のもの約10倍にまで増加したが、NAA処理は果皮中のABA



第48図 巨峰果実の着色に及ぼす生長調節物質の影響

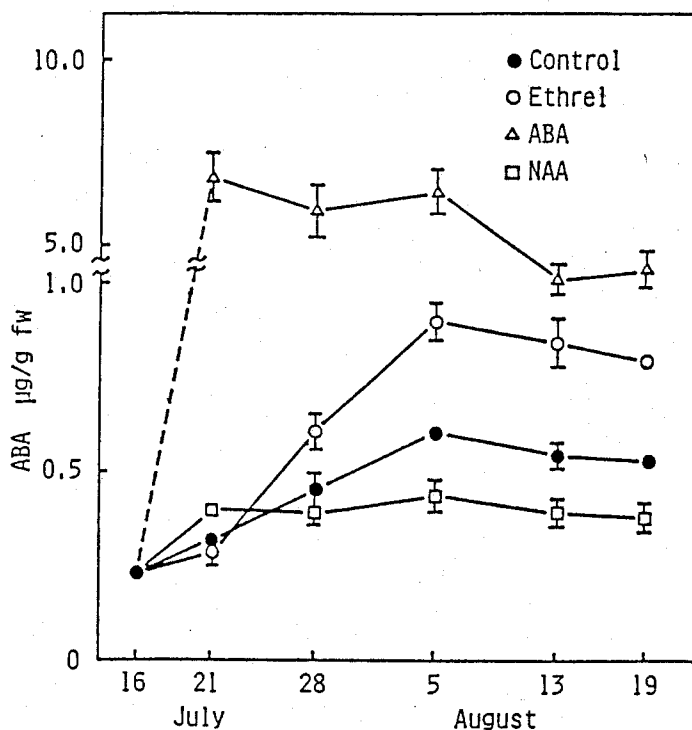


第49図 巨峰果実の果皮中のPAL活性に及ぼす生長調節物質の影響

の増加を抑制した(第50図)。

一方、Ethrel処理は、PAL活性及びアスコルビ酸の蓄積に対して効果も示さなかったが、ABAの蓄積に対してやや促進的に作用した(第47,48,49,50図)。

果汁中の可溶性固形物含量は、ABA処理により1.5%、NAA処理により2.1%、Ethrel処理により2%低下したが、滴定酸含量については、いずれの処理による影響もなかった。



第50図 巨峰果実の果皮中の遊離型ABA含量に及ぼす生長調節物質の影響

第3節 考察

本章において供試した巨峰、スーパー・ハンブルグ及びマスカット・オブ・アレキサンドリアのいずれの品種においても、果粒発育の初期段階に高いPAL活性が認められた。

このような幼果中の高いPAL活性は、

その組織中の高いフェノール含量と関係していると考えられる(41)(31)。

巨峰及びスーパー・ハンブルグでは、着色の開始と平行して、再びPAL活性が増大した。この場合、スーパー・ハンブルグ果実では巨峰と比較してより高いPAL活性を示し、また、より大量のアントシアニンも蓄積した。PAL活性の強さとアントシアニン生成との相関についてはこれまで、イチゴ(20)、モモ(4)、リンゴ(3)(19)(20)(68)の果実について報告されている。

巨峰の種子中では、6月25日から7月2日にかけて極めて高いPAL活性が見出されたがこれは、この時期に進行する種皮のリグニン化と関係しているように思われた。この点について Aokiら(4)は、モモの内果及組織中で、リグニン化の開始直前からPAL活性が増大することと認めている。

シラズ及びカベルネ・ソラビニオン品種についての調査から、PirieとMullins(61)(62)は、果皮中において、ベレザン以後5週間には、糖とアントシアニン及び糖とフェノール含量との間に密

接は相関関係のあること、またこれに対して全成熟期間中、果汁中の可溶性固形物とフェノール含量との間の相関は低いものであることを認めている。さらに彼らは、果実への糖の流入とくに果皮組織への流入がフェノール蓄積の速度も決定する主要な要因の一つであろうと仮定している。

事実、培養条件下ではイチゴの葉ディスクやブドウの果皮ディスクにおいて、培地への糖の添加がPAL活性あるいはアントシアニンの蓄積の増大を引き起こすことが見出されている(11)(12)(60)。

本実験においても、果皮中の糖含量の増加は果汁中の可溶性固形物含量の増大とともにPAL活性やアントシアニン含量の増加開始に先立って起っていた。しかしながら、この品種共に果実生長初期には糖や可溶性固形物のレベルは低いにも係わらず、果皮中に高いPAL活性が認められることからみると、少なくとも、幼果期においては、PAL活性の誘導に対し糖レベルの増大が前提条件とはなっていない。

いであろう。

次に、前章の実験結果より、成熟期において、ブドウ果実ではABA含量が増加し、温度や摘葉処理により、そのレベルに影響を受けることが明らかとなり、果実のアントシアニン生成と平行的な関係のあることが示された。本実験においては、この品種の果実において、ベレザン期に果皮中のABAは急速に増加したが、その最大蓄積量には品種間で差異は認められず、品種間のアントシアニン生成能の強弱とそのABAレベルによって説明できることはできなかった。

一方、前章の実験結果と同様、低温区と比較して高温区ではアントシアニン生成が著しく抑制された。これと平行して果皮中のPAL活性も強く抑制された。このことは、温度環境によるアントシアニン生成に対する影響はPALのようなアントシアニン合成系に介在する酵素の活性を制御することによりもたらされていることを示唆している。

この点について、Faragher (19) は、リンゴ紅

玉果実について、収穫果のアントシアニン生成が低温下で促進され、その際、果皮中のPAL活性の増大を伴うことを明らかにしている。

温度環境によるPAL活性の制御について、Engelsma (17) は、高温条件下では、タンパク質と結合する阻害物質が、PALと結合し、不活性な酵素-阻害物質結合体を形成するためであり、低温条件下ではこの不活性化が抑制されるためにPAL活性の増大が起るものと推察している。

一方、高温条件下でも、ABA処理によりPAL活性が増大し、アントシアニン生成が促進されること、また、高温条件下では内生ABAの蓄積が抑制されることから、温度によるPAL活性の制御に内生のABAのレベルが関与していることが示唆された。

内藤(54)は、ブドウ7品種について果実の着色に及ぼす光の影響を調査したところ、キャンベルアーリーアスパーハンブルグなどのような黒色系ブドウについては、光度の低下の影響は小さかったが、甲州やレッド・ミ

ルレンニウムのような赤色系ブドウの着色は著しく抑制されたと報告している。この点について、本実験の結果からみると、巨峰は、温度に対する反応と同様、光条件に対しても比較的感受性の高い品種であるといえよう。

果実の着色という点で、巨峰とスーパーハングルグの間認められた、しかも光に対する反応性の相違は、品種間の低光度に対する感受性の差異が、それらのPAL活性の強さに依っていることも示唆している。事実、スーパーハングルグの果皮は、巨峰やマスカットオブアレキサンドリアと比較して成熟期間中常により高いPAL活性を示していた。

Faragher と Chalmers (20) は、採取したリンゴ果実(紅玉)について、光照射を受けない場合、アントシアニン生成がすくなく起らないこと、また、その際PAL活性の増大も伴わないことを報告している。しかし、暗黒下に置かれた果皮ディスクの場合、PAL活性は光照射下と同程度に上昇したが、アントシアニンは発現しなかった。

このことから、彼らは、アントシアニン生成はPAL活性に依存しているかもしれないがPALは、リンゴの果皮においてはアントシアニン生成における光要求の原因となるものではなく、光の要求が満了した段階でアントシアニン生成の制御に係わってくるのではないかと推察している。

本実験においては、暗黒下でもスーパーハングルが果実では、かなりの程度の着色が認められたこと、また、巨峰については、暗黒下においてもABA処理により多量のアントシアニンが蓄積したことなどから、ブドウ果実のアントシアニン生成に対する光要求の程度は、リンゴ果実の場合よりも小さいこと、また、光要求とのもものがABA処理によって代替されることが示された。

稲葉らは、GA処理により無核化したデラウェア果実について種々の生長調節物質の効果も調査している(33)(34)(35)。それによると、IAA、NAA、2,4-Dあるいは2,4,5-Tなどのオーキシンは、ベレザーン直前に処理した場合

合、著しく成熟を抑制し、逆にABAは、ベレゾーン前2週間以内に限って処理により成熟の開始を早めることから、ブドウ果実の成熟がオーキシンとABAにより調節されていることが推察されている。

果実の着色という観点からみると、ABAのベレゾーン期、処理が、糖の蓄積に影響することなく果実のアントシアニン生成を促進すること、また、高い果実温や摘葉処理などによって果実中のABAレベルの増加が抑制されることは、ベレゾーン直前には既にオーキシンレベルが極めて低い値にまで低下していることも考慮すれば、やはり、内生のABAレベルの変動がベレゾーン以降PAL活性を介して、アントシアニン蓄積の開始及び進行に係わっていることを示している。

これまでのところ、ABAによるPAL活性の誘導についての報告は、インゲンマメ胚軸についてのもののみである(80)。その作用機作については、ABAが少なくとも一部には、PALに対する阻害タンパクの作用力を低下さ

せるためであり、その阻害物質の合成あるいは作用を阻害すること、また、阻害物質によって影響されることなくPALの生合成を促進することによるものとみられている。

クライマクテリック型の果実に対して、ブドウ果実は、成熟期に達しても多くのエチレンを生産しないことが明らかにされている(19)(33)が、エチレン発生剤(例、Ethephon)によって、果実の着色が改善されたとの報告がある(63)(81)(82)。

Steenkampら(65)は、Barlinka品種において、ベレザン期に Ethephon 100 ppm を散布処理した結果、アントシアニンの蓄積が促進され、同時にPAL活性の増大が認められたことを報告している。

しかしながら本実験では、果房に対するエスレル処理は、果及中のABAレベルを上昇させたが、PAL活性やアントシアニン含量の増大には影響しなかった。この場合、処理した果房では果軸はやや黄色味を帯び小果梗はやや褐色がかった。これは明らかに、果

房の老化が促進されたものと思われた。エスレル処理による内生ABAの増大は、老化による維管束の急激な機能低下によって起る乾燥によるところが大まいと考えられ、正常なPALやアントシアニン生成の活性化が乱されたためではないかと推察される。

第4節 摘 要

3品種のブドウ果実、マスカット・オブ・アレキサンドリア、巨峰及びスーパー・ハンブルグについて成熟に伴う、L-フェニルアラニンアミナーゼ(PAL)活性の消長とアントシアニン生成の関係を調査した結果、以下の知見が得られた。

1. 全品種において果実の発育初期に高いPAL活性が認められたが、その後ベレゾーン期まで急激に低下した。

2. 巨峰及びスーパー・ハンブルグでは、果実の着色開始とともに再び果実中のPAL活性が増大した。

3. スーパー・ハンブルグでは、巨峰果実と比較し

てアントシアニン蓄積量が多くPAL活性も高かった。これに対して、マスカットオブアレキサンドリアでは、成熟期においても果皮中にPAL活性の増大は認められなかった。

4. 全品種において果皮中の糖含量及び果汁中の可溶性固形物含量は成熟期に急激に増加した。また、巨峰及びスーパーハンプブルグでは、これらの増加開始は、アントシアニン含量やPAL活性の上昇開始に先立って起った。

5. 果皮中の遊離型アブシジン酸(ABA)は各々の品種の成熟期に急激に増加したが、最大蓄積量には品種間での差異は認められなかった。

次いで、ブドウ果実のPAL活性とアントシアニン生成に対する温度、しゃ光及び数種の生長調節物質の影響を調査した結果以下の事実が明らかになった。

1. 巨峰果実において、アントシアニン含量とPAL活性は、低温区(20℃昼/15℃夜)において高温区(30℃昼/25℃夜)と比較してより高かった。

2. 果房のしゃ光処理により、巨峰果実のアントシアニン生成は完全に抑制され、PAL活性も大きく低下したが、スーパーハンブルグ果実では、かなりの量のアントシアニンが蓄積し、PAL活性もほぼ対照区と同程度の値を示した。

3. ベレゾーン期におけるABA処理は、高温やしゃ光下においても果実のアントシアニン蓄積及びPAL活性を増大した。

4. NAA処理は、アントシアニン生成ならびにPAL活性を著しく抑制した。同時に内生ABAの増加も強く抑制した。

5. エスレル処理は、果実の内生ABAを増加したが、アントシアニン生成及びPAL活性に対しては影響しなかった。

以上の結果から、ブドウ果実の着色とPAL活性の間には、深い関連があり、環境や生長調節物質は、PAL活性の消長を介してアントシアニン生成に影響を与えるものと推察された。生長調節物質のうち、ABAは、PAL活性の増大に対して著しい効果のあることが明らかにになった。

第3章 ABA処理による巨峰果実の着色の制御に係わる要因

前章までの実験結果より、ブドウ果実の着色に著しい影響を与える温度や光、摘葉などの処理は、果実中の生長調節物質のうち、とくにABAのレベルに変化をもたらし、そのことによりアントシアニン生成に関係する酵素系を制御しているものと推察された。

このことはさらに、外部から与えたABAが果実中のPAL活性を著しく高め、同時にアントシアニンの蓄積を強く促進することから確かめられた。

本章では、これらの知見をもとに、巨峰品種を用いて、ABA処理による果実の着色の制御を試み、その際に関与する要因について検討を行った。

第1節 ABA処理の時期及び濃度の影

響

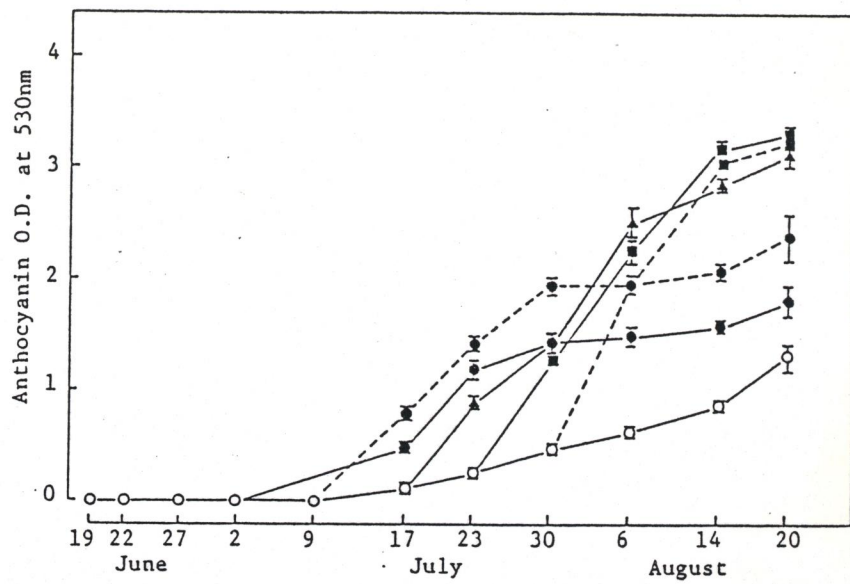
京都大学付属高槻農場栽種の巨峰成木を用いた。原則として1新梢1果房とし、1果房あたり約35粒に調整した。

処理時期についての実験では、1000 ppm ABA (0.1% A₁ × BI 加用 70% エタノール溶液) をベレゾーンにあたる7月17日を中心として前後4週間にわたって、1週間毎に果房に噴霧処理した。

処理濃度についての実験では、ベレゾーン期に、0, 50, 100, 250, 500, 1000 ppmの濃度について同様の方法により処理を行、7=。

その結果、ABA処理はいずれの時期においてもアントシアニンの蓄積を促進したが、ベレゾーン以前においては、処理時期が早くなるほど収穫時の着色程度は劣っていた(第51, 52図)。

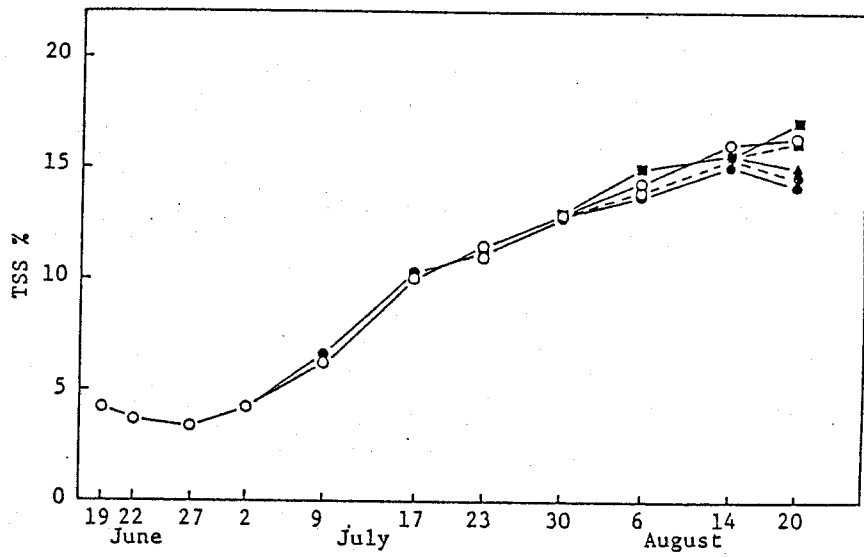
果汁中の可溶性固形物含量は、ベレゾーン以前のABA処理によりやや低下する傾向が認められた(第53図)。滴定酸含量は、早期のABA処理直後にやや減少する傾向があるが、収穫時には処理間の差異は認められなかった(第54図)。



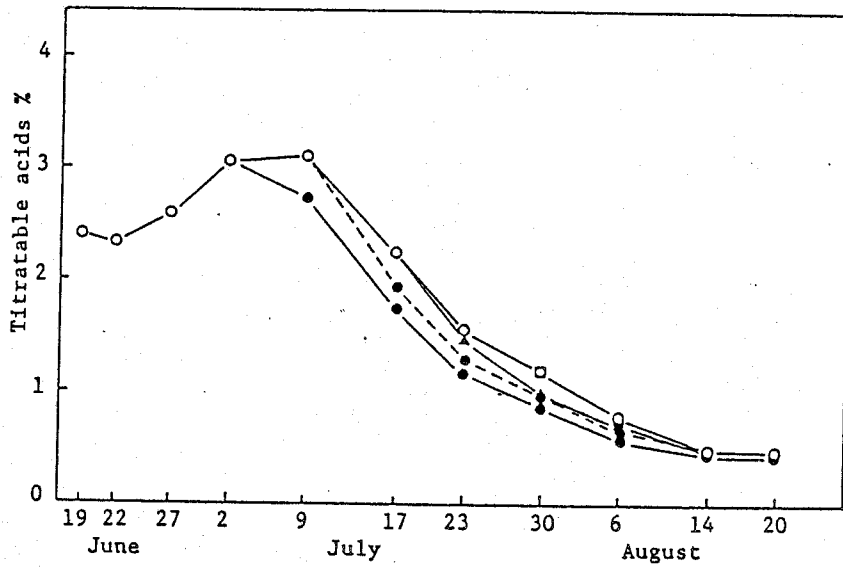
第51図 巨峰果実のアントシアニン生成に及ぼすA B A 処理の時期の影響 ○: Control



第52図 巨峰果実の着色に及ぼすA B A 処理の時期の影響



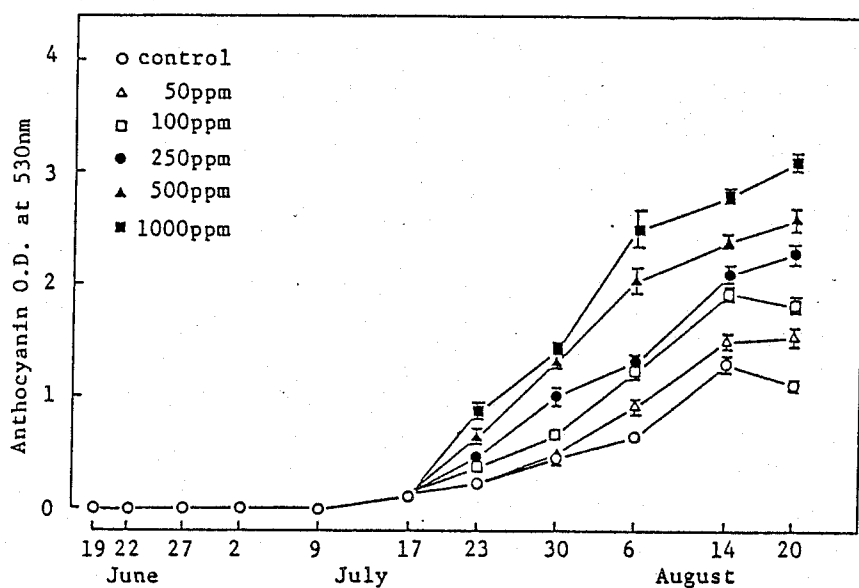
第 5 3 図 巨峰果実の可溶性固形物含量に及ぼす A B A 処理の時期の影響 ○ : Control



第 5 4 図 巨峰果実の滴定酸含量に及ぼす A B A 処理の時期の影響 ○ : Control

ベレゾーン期におけるABA処理の効果は
 0 ~ 1000 ppm の範囲内では、濃度の上昇にし
 たがって増大した(第55図)。外観上の着色は、
 250 ppm以上の処理で明確に促進された(第56図)。

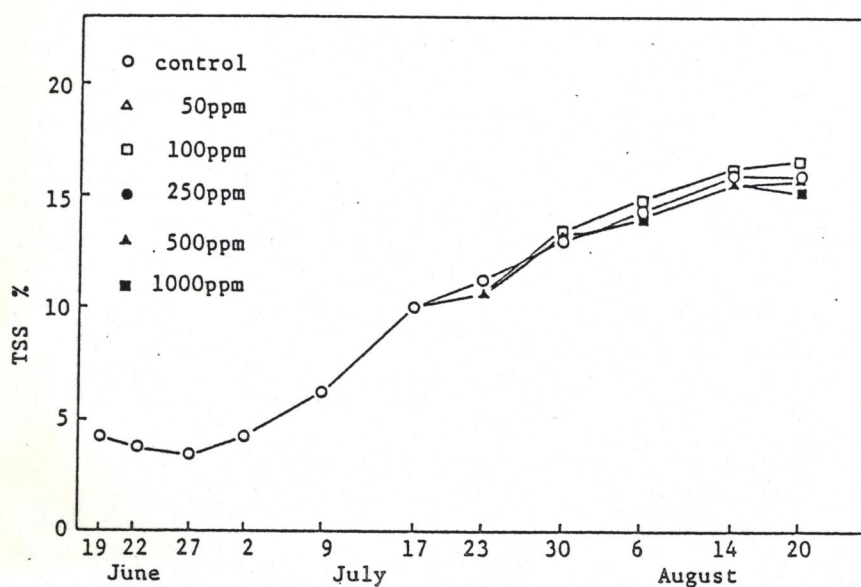
果汁中の可溶性固形物含量及び滴定酸含量
 に対しては、ベレゾーン期におけるABA処
 理濃度の影響は小さかった(第57, 58図)。



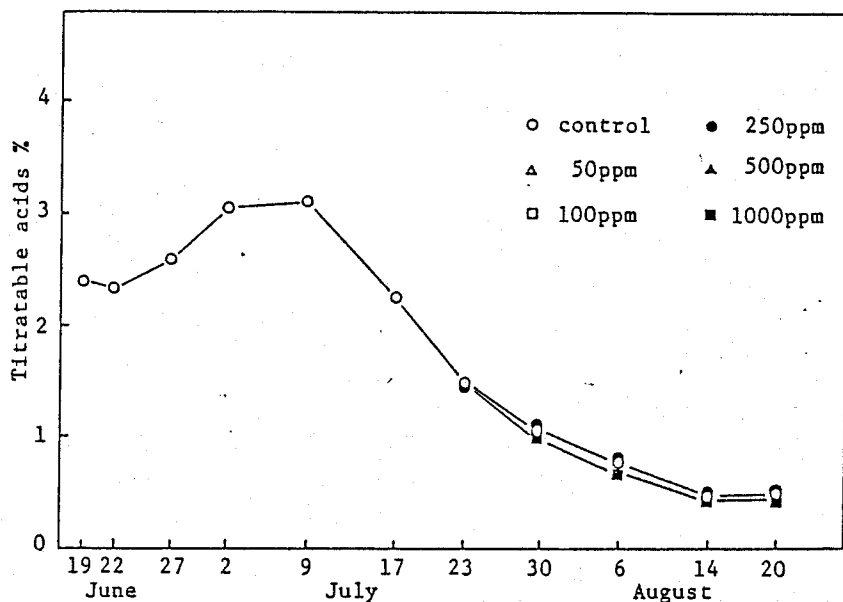
第55図 巨峰果実のアントシアニン生成に及ぼすABA処理
 の濃度の影響



第 5 6 図 巨峰果実の着色に及ぼす A B A 処理の濃度の影響



第 5 7 図 巨峰果実の可溶性固形物含量に及ぼす A B A の処理濃度の影響



第58図 巨峰果実の滴定酸含量に及ぼすABAの処理濃度の影響

第2節 S-ABA及びその異性体混合物間の処理効果の差異

ABAには、天然に主に存在するS-ABAの他に光学・立体異性体が存在し、これらの生理活性にも差異のあることが報告されている(1)(5)。前章までの実験では、すべて、RS-ABA, RS-trans ABA (sigma 純度90%)を処理に用いてきた。ここでは、S-ABAとその異性体混

食物間のアントシアニン生成に対する効果の
差異について検討した。

巨峰成木を用いて、以下の処理をベレゾー
ン期の果房に対して行った。

RS-ABA・RS-trans ABA (sigma 純度 90%)

62.5, 125, 250, 500, 1000 ppm

RS-ABA (sigma 純度 95%)

62.5, 125, 250, 500 ppm

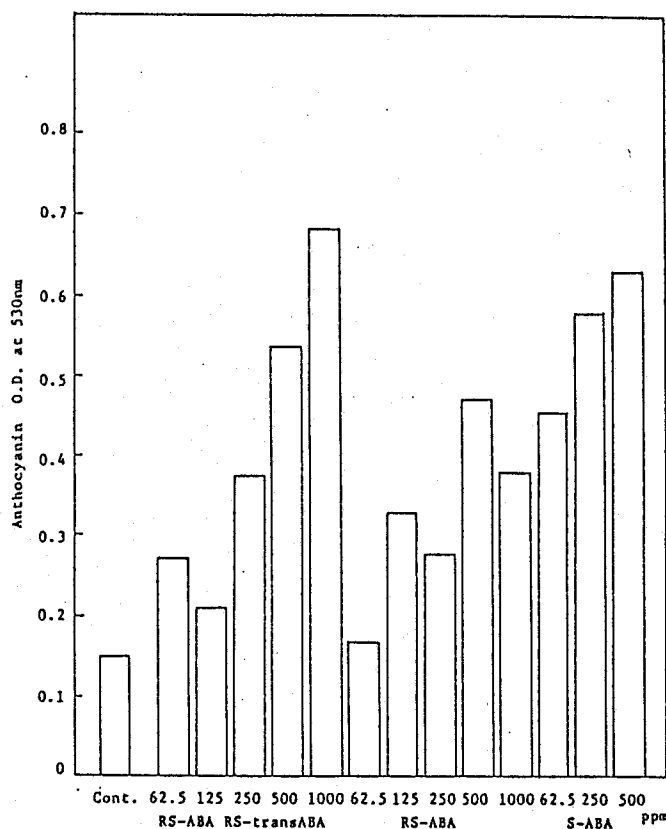
S-ABA (協和醣醇: 純度 99% 以上)

62.5, 125, 250, 500 ppm

その結果、収穫期において、いずれのABA
処理区においても、対照区と比較してアント
シアニン含量が増加した。S-ABAは、他の処
理区と比べてアントシアニン蓄積に対する促
進効果がより大きい傾向があった(第59図)。

果汁中の可溶性固形物含量は、RS-ABA・RS-
trans ABAの1000 ppm処理区でやや低下する傾
向にあったが、その他の処理区での差異は小
さかった。

また、滴定酸含量に対しても、処理間に差
異は認められなかった。



第59図 巨峰果実のアントシアニン含量に及ぼす S-ABA 及びその異性体混合物の影響

第3節 ABA処理の効果に及ぼす展着剤及び溶媒の影響

これまで、ABA処理の際の溶媒として70%エタノールを用いてきたが、生長調節物質の処理の際、処理効果に溶媒や展着剤の影響

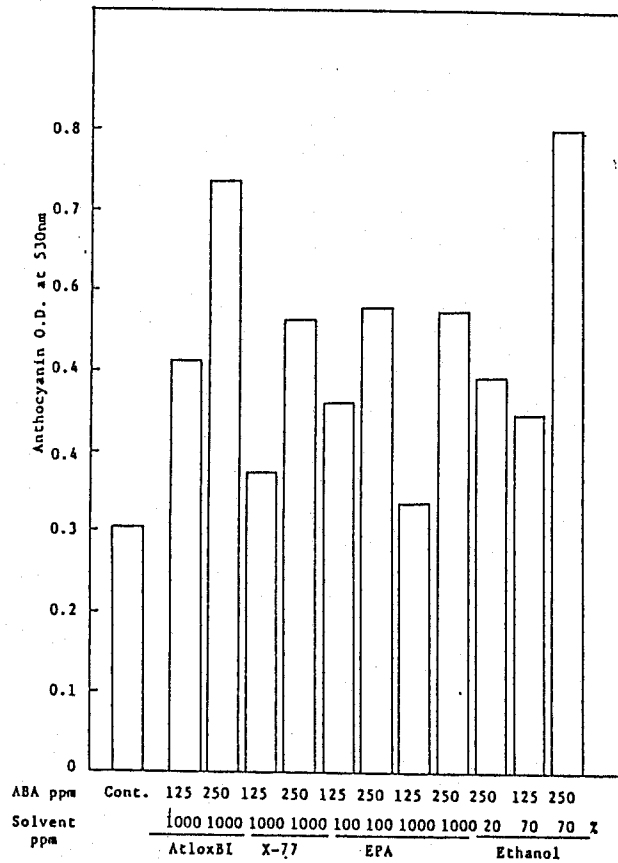
があることが知られている。

ここでは、溶媒及び水溶液に加用する展着剤によるABA処理の効果の差異について検討した。

巨峰成木を用い、ベリゾーン期にS-ABA(協和醗酵)も第60図に示す展着剤加用水溶液または、エタノール溶液として果房に噴霧処理した。

その結果、ABAも処理したすべての処理区で対照区と比較してアントシアニンの蓄積が促進された。収穫時における果実のアントシアニン含量は、ABA 125 ppmの処理では、Atlox BI 1000 ppmで最も高く、以下、EPA 100 ppm, 70%エタノール、X-77 1000 ppm, EPA 1000 ppmの順であった。ABA 250 ppmでは、70%エタノール区が最も高く、以下、Atlox BI 1000 ppm, EPA 100 ppm, EPA 1000 ppm, X-77 1000 ppm, 20%エタノール区の順であった。(第60図)。

果汁中の可溶性固形物含量及び滴定酸含量には、処理区間で差異は認められなかった。



第60図 ABA処理によるアントシアニン生成の促進効果に及ぼす展着剤と溶媒の影響

第4節 ABA処理の効果に及ぼす着果負担及び窒素施用量の影響

温度や光などの環境要因以外に、着果負担の程度や肥培管理などの栽培的要因によっても、ブドウ果実の着色は著しく影響を受ける。

ここでは、着果負担と窒素追肥量を変えた条件下でのABAの処理効果について調査した。

鉢植えの巨峰樹を用い、1個体につき1~2新梢を残し、以下の処理区を設けてABAの処理効果と比較した。

1 果房20果粒/1個体 + ABA 1000ppm

1 果房20果粒/1個体

1 果房30果粒/1個体 + ABA 1000ppm

1 果房30果粒/1個体

2 果房40果粒/1個体 + ABA 1000ppm

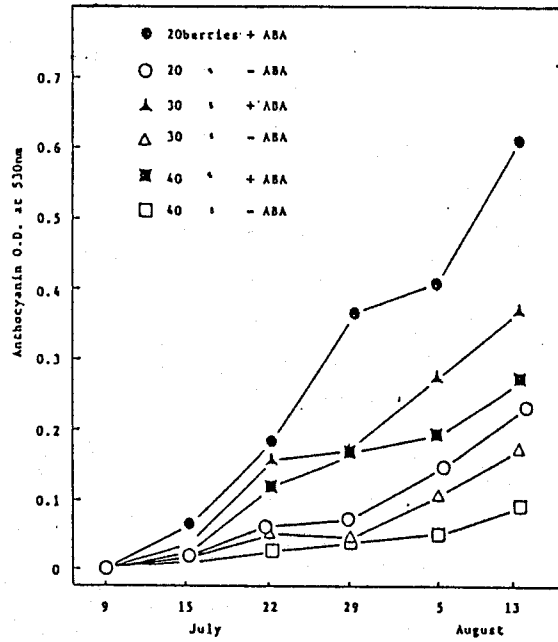
2 果房40果粒/1個体

1 果房20果粒/1個体 + 窒素追肥 + ABA 1000ppm

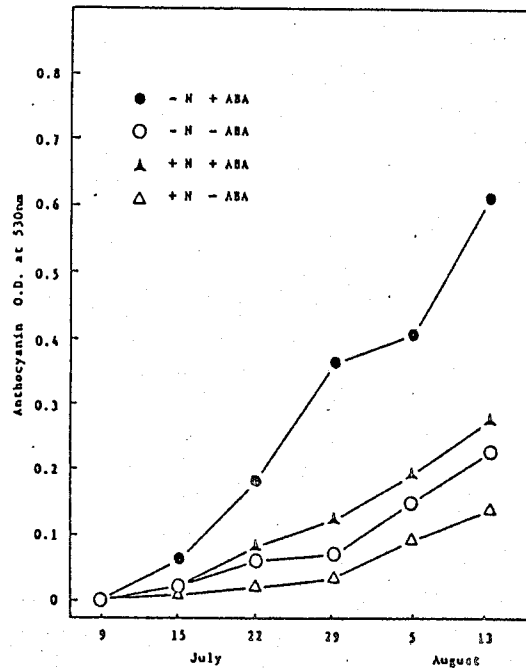
1 果房20果粒/1個体 + 窒素追肥

窒素追肥は、他区と同様の施肥の他に、1鉢あたり5gの硫酸アンモニウムを6月24日、7月7日、7月14日、7月21日、7月28日の計5回追肥した。

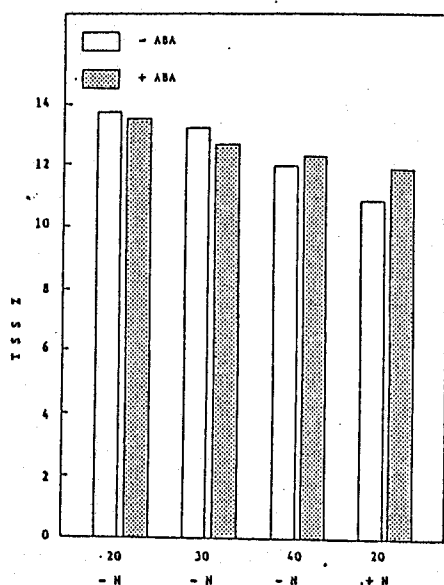
その結果、着果負担の程度が小さいほど果実のアントシアニン含量は少なくなった。ABA処理は、すべての処理区でアントシアニ



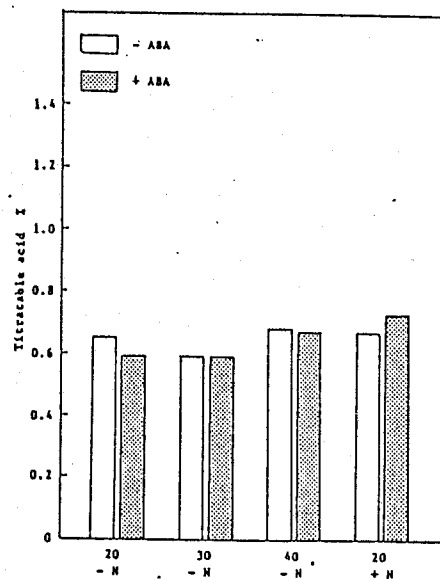
第61図 巨峰果実のアントシアニン含量に及ぼす着果負担とABA処理の影響



第62図 巨峰果実のアントシアニン含量に及ぼす窒素追肥とABA処理の影響



第63図 巨峰果実の可溶性固形物含量に及ぼす着果負担と窒素追肥及びABA処理の影響



第64図 巨峰果実の滴定酸含量に及ぼす着果負担と窒素追肥及びABA処理の影響

ン含量を増大した。1果房20果粒/1個体以上の着果負担もかけた区においても、ABA処理により1果房20果粒/1個体のアントシアニン含量を上回る値を示した。しかし、ABAの効果は着果負担の小さい区ほど大きかった(第61図)。

窒素追肥区では、果実のアントシアニン含量が無追肥区と比べて低下した。また、ABA処理によりアントシアニン含量は増加したが、

その程度は、窒素追肥区では無追肥区と比較して小さかった(第62図)。

果汁中の可溶性固形物含量は、着果負担の増大に従って低下した。また、窒素追肥によっても低下が認められた(第63図)。滴定酸含量については処理区間で明らかな差異は認められなかった(第64図)。

第5節 考 察

ブドウ果実において、成熟期の制御という観点から、稲葉ら(34)は、デラウェア果実についてABA処理を行っている。それによるとABA 1000 ppm 5日間連続処理によりベレゾン前2週間以内の期間に限り、GA処理により誘起した無核果の成熟開始を早めることができたと述べている。しかし、有核果ではABA処理の効果はまったく認められなかったとしている。

また、HaleとCoombeら(26)の報告によれば、Doradillo品種に対して、ABA 1mM(≒264ppm)

を5日連続で果房に噴霧したところ、ベレゾー
ン11日前の処理により成熟の開始を早める
効果が認められたが、それより以前や以後の
処理では効果がなかったとしている。

このように、ABA処理による成熟開始に
対する促進効果は、ベレゾーン前の短期間の
みに認められるようであるが、これに対して
巨峰果実に対するABA処理による着色の促
進効果は、ベレゾーン期を中心として比較的
長期間にわたって存在するものと思われ、ア
ントシアニンの生成過程の開始及び進行の両
者に作用しているものと考えられる。

一方、このABA処理による果実の着色に
対する促進効果は、ベレゾーン期以前よりも
ベレゾーン以後により大きいようであった。
とくに、処理時期が遅いほど短期間で着色過
程が進行し、アントシアニンの生成速度が速
くなることが示された。

Pirie & Mullins (60) は、Cabernet Sauvignon の
葉のディスクを用いて液体培地上でインキュベ
ートしたところ、培地中のショ糖濃度の上昇に

併、て、アントシアニン生成に対するABAの効果が高まることを報告している。

また、荻名ら(72)は、巨峰果実の果皮のディスクについて、そのアントシアニン生成について、培地中のABAとショ糖濃度間に相乗的作用のあることを見出している。

これらの事実は、樹上にあっても、果実内の糖含量の上昇によりABAの処理効果が高まることも示唆している。この点から考えると、より低濃度の処理でも成熟期の後期に行うことにより比較的高い効果が得られることが期待できる。

ABAの異性体あるいは誘導体間の生物活性についての比較は、いくつかの植物の生長現象を指標として行われている。

イネ幼苗及びコムギ子葉鞘による検定では、生長抑制の強さは、天然の5-ABAを100とした場合、RS-ABAは50、さらにRS-trans ABAは1であるとされている(1)(5)。本実験においても、5-ABAで、アントシアニン生成に対する促進効果は最も高いように思われたが、そ

の他の異性体混合物間では差異は明らかではなかった。生理活性を比較する際に指標とする生長現象の種類によつて、反応性にも差異があると考えられるが、アントシアニン生成に対する効果の差異をより正確に調査するためには、培養細胞系などの均質な材料の利用が有効であらう(47)(76)。

A B A 処理の際の溶媒及び展着剤の比較については、Atlox BI 1000ppm 加用の水溶液が、70% イソノール溶液とほぼ同程度の効果をもつものと思われた。

湯田ら(79)は、デラウエア果実に対するジベレリン処理による無核果形成率の点から、各種の界面活性剤の効果と比較している。その結果、Atlox BI とその他の湿潤剤(エアロ-ル OP, Tween 20) と併用することにより無核果形成率及び果粒への¹⁴C-GA の取り込みが促進された。このことから、Atlox BI の添加効果は、薬液の展着効果を高めるといふよりは、薬液中に含まれる物質の植物組織内部への透過を助ける働きをもつものとしている。

一方、北島(40)は、デラウェア果実のククル
ラ膜における2,4-Dの透過性に対する展着剤
の影響を調査したところ、Atlox BIが最も膜
の透過性を高めたと報告している。

したがって、湯田らの指摘するように、低
濃度で高い展着効果を示す湿潤剤とAtlox BI
を共用することによりABAの処理効果がより
高められると考えられる。

過剰な着果や成熟期における窒素の過剰が
ブドウ果実の着色に対して抑制的に作用する
ことは既に経験的に知られていることである。
このような条件のモデルとして行った本章に
おける実験結果も、それと一致したものであ
った。一方、着果過多や窒素過剰な条件下で
もABAの処理効果は認められたが、その効
果は小さかった。

第2節 摘 要

ABA処理による巨峰果実の着色の制御に
係る諸要因について検討を行った結果以下

の事実が明らかにになった。

1. ABAの処理時期については、ベレゾー
ン前後4週間にわたり、いずれの時期にお
いてもアントシアニン生成を促進したが、そ
の効果はベレゾーン以後でより大きかった。

2. ベレゾーン期におけるABA処理の
アントシアニン生成に対する促進効果は、0~
1000 ppmの範囲内では濃度の上昇に伴って増大
した。

3. S-ABA, RS-ABA, RS-ABA・RS-transABAの間で
は、S-ABAのアントシアニン生成に対する促
進効果が最も高かった。

4. ABA処理に用いる溶媒と展着剤の効果
を比較したところ、Atlox BI 1000 ppm加用水溶液
で70%エタノール溶液とほぼ同程度の効果が
得られた。

5. 着果負担の増大や窒素追肥により果実
のアントシアニン生成は抑制されたが、ABA
処理によりアントシアニン生成の回復が認め
られた。

第4章 ABA処理による果実の着色促進効果の品種間差異

ブドウ果実の着色は、種々の環境要因によって著しい影響を受けるのであるが、その程度には品種間で大きな差異があるといわれている。

内藤(54)は、光度の低下によるアントシアニン生成の変化について品種間の比較を行っている。それによると、アントシアニン生成能の低い直光着色品種(甲州、レッドミルレニウムなど)では、25%以上のしゃ光による光度の低下により着色が著しく抑制されたが、アントシアニン生成能の高い散光着色品種(キャンベル・アーリー、マスカット・ベリー-A)では、しゃ光処理による光度の低下と着色とは直接関連がなかつたとしている。

また、前章までの実験結果より、品種間でアントシアニン含量及びPAL活性に差異があること、また、しゃ光下でのアントシアニン蓄積やPAL活性にも品種間で反応性に違いの

みられることが明らかになった。

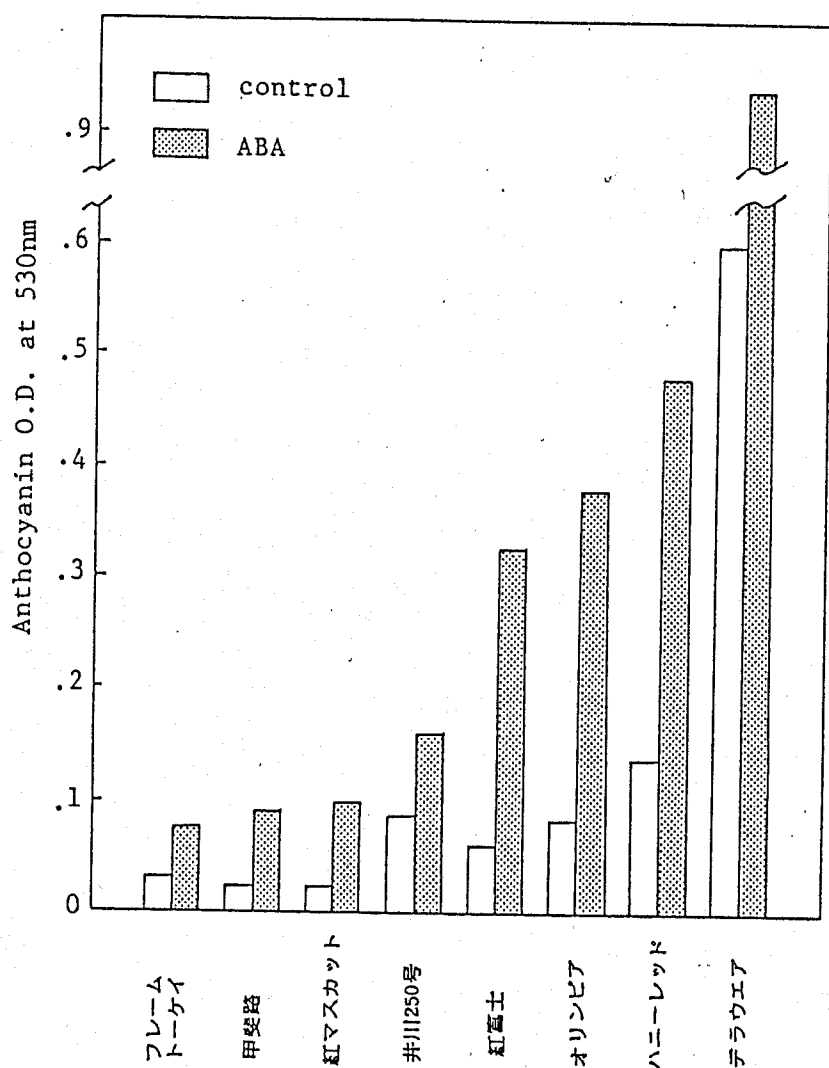
本章では、着色程度の異なる数品種について、ABA処理に対する反応性を比較検討した。

第1節 赤色系品種に対するABAの処理効果

デラウェア(京都農場)、フレームトーケイ、紅マスカット(高槻農場)、オリンピア、甲斐路紅富士、井川250号、ハートレッド(石川県加賀市西村氏園)の成木について各々の品種のベレゾン期にABA 1000 ppm (0.1% Atlox BI 加用 70% エタール溶液)を果房に噴霧処理した。

その結果、果房中のアントシアニン含量はいずれの品種においても、ABA処理により増加した。

フレームトーケイ、甲斐路、紅マスカットでは、対照区のアントシアニン含量は極めて低く、たが、ABA処理により2~3倍量のアントシアニンが蓄積した。



第65図 赤色系ブドウ品種のアントシアニン生成に及ぼす ABA 処理の効果

大粒系の品種群に属する井川250号、紅富士、オリンピア、ハニーレッドでは、井川250号でやや効果は小さかったが、その他の品種

では著しいアントシアニンの蓄積が認められた。デラウエアは供試した品種の中では、最もアントシアニン含量が多く、ABA処理により、アントシアニン含量は対照区の1.5倍程度に増加した(第65図)。

外観上の果実の着色状態は、オリンコア、ハニーレッド、紅富士でとくにABAの効果が高いようであった(第66～73図)。



第66図 フレームトーケイの着色に対するABA処理の効果



第67図 甲斐路の着色に対するABA処理の効果



第68図 紅マスカットの着色に対するABA処理の効果



第69図 井川250号の着色に対するABA処理の効果



第70図 紅富士の着色に対するABA処理の効果



第71図 オリンピアの着色に対するABA処理の効果

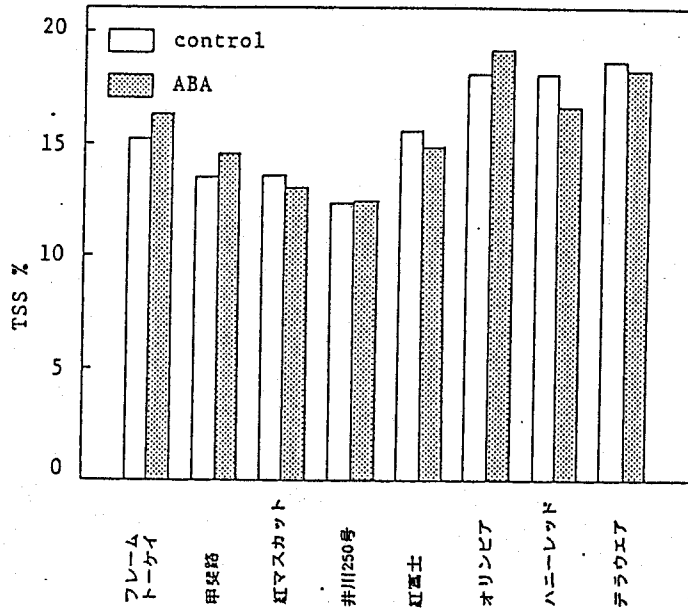


第72図 ハニーレッドの着色に対するABA処理の効果

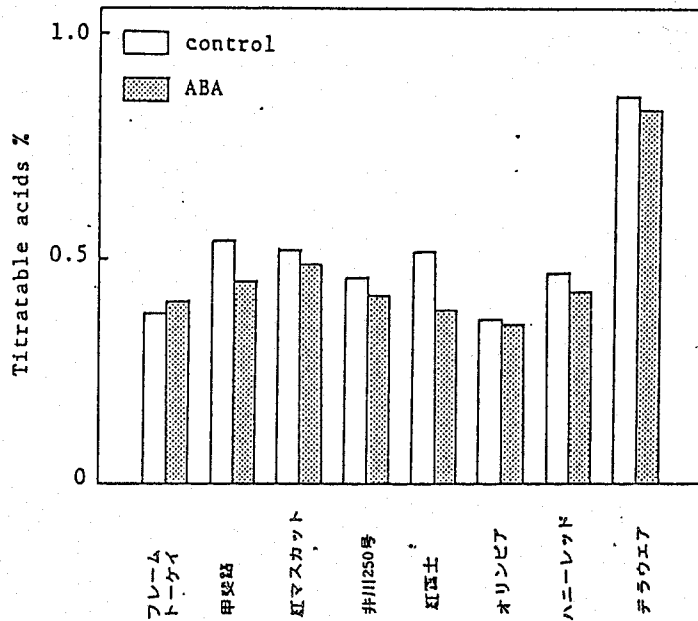


第73図 デラウエアの着色に対するABA処理の効果

果汁中の可溶性固形物含量は品種間に差異があり、オリーブ、ハートレッド、デラウエアでとくに高かった。ABA処理の影響は、品種により異なっていたが、その程度は小さかった(第74図)。滴定酸含量については、デラウエアでやや高い値を示したが、その他の品種ではほぼ同程度の含量であった。また、ABA処理により、滴定酸含量はわずかに減少する傾向が認められた(第75図)。



第74図 赤色系ブドウ品種の可溶性固形物含量に及ぼすABA処理の影響



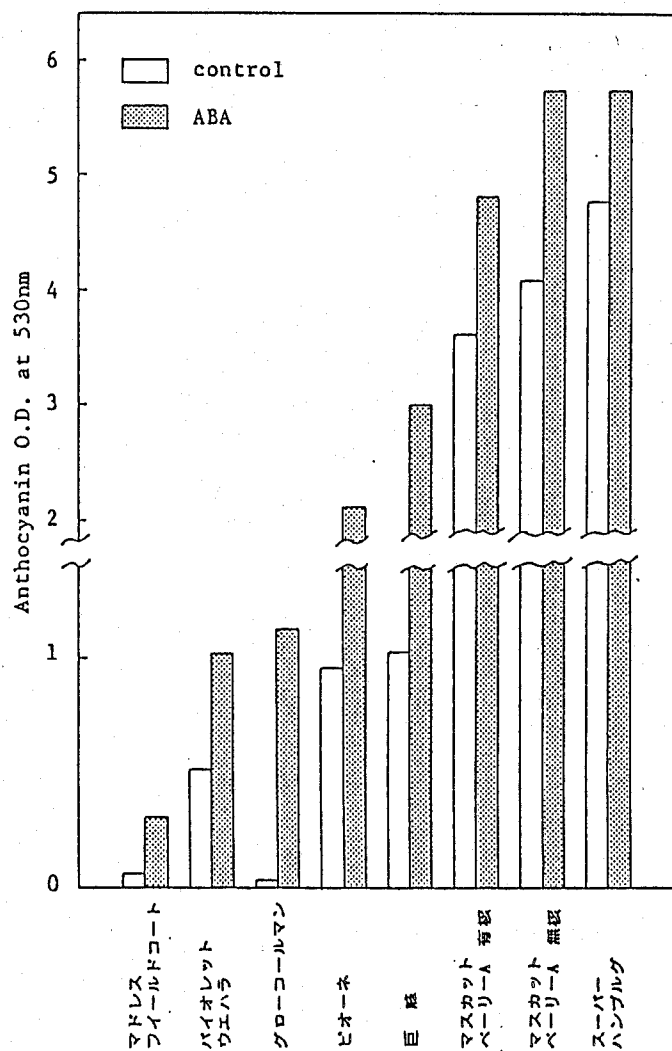
第75図 赤色系ブドウ品種の滴定酸含量に及ぼすABA処理の影響

第2節 黒色系品種に対するABAの処理効果

スーパーハンブルグ、マスカットベリーA(有核果及びGA処理による無核果)、バイオレットウエハラ(京都農場)、ピオーネ、マドレスフィールドコート(高槻農場)巨峰(石川県加賀市西村氏園)、グローコールマン(香川県高松市久保氏園)について各々の品種のベレゾーン期にABA 1000ppm溶液を果房に噴霧処理した。さらに、スーパーハンブルグ及びマスカットベリーAについては、ベレゾーン前後2ないし3回、1週間隔で処理を行った。

その結果、マドレスフィールドコート、バイオレットウエハラ、グローコールマン、ピオーネ及び巨峰において、ABA処理による着色促進効果が著しかった。とくに、グローコールマン、ピオーネ及び巨峰に対しての促進効果が大きかった。

一方、マスカットベリーAの有核果と無核果及びスーパーハンブルグでは、他の品種と比較して対照区のアントシアニン含量が多く、ABA処理の効果はやや小さかった(第76図)。

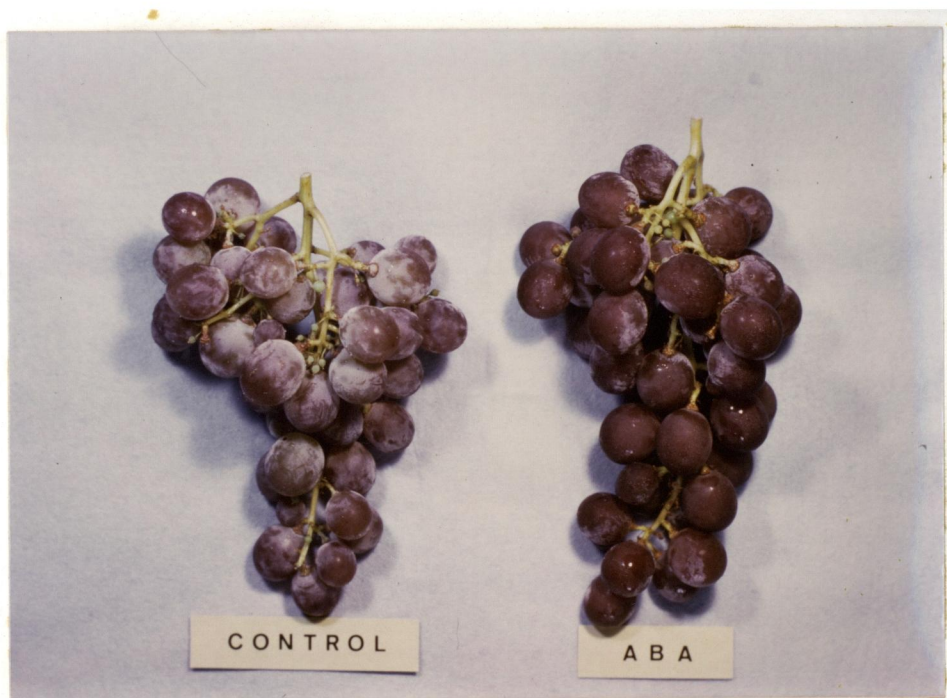


第76図 黒色系ブドウ品種のアントシアニン生成に及ぼすABA処理の効果

果実の外観は、グローコールマン、マドレスフィールドコート、ピオーネ及び巨峰などで、ABA処理による着色の促進効果が顕著である。だが、マスカットベリーA及びスーパーハンブルグでは、いずれの処理時期においても、対照区との間に外観上の差異は認められなかった(第77~84図)。



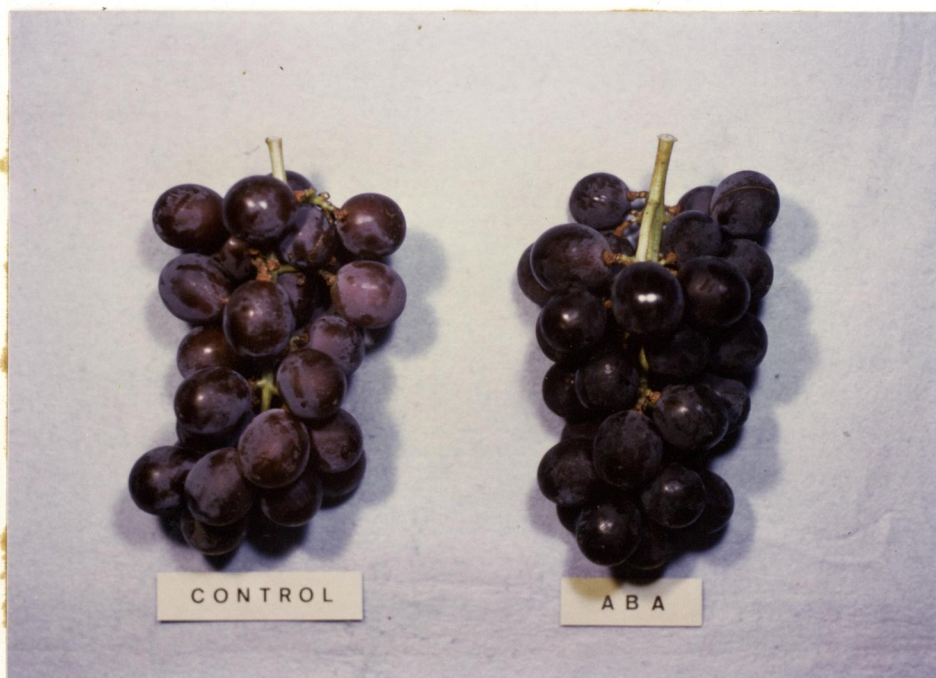
第77図 マドレスフィールドコートの着色に対するABA処理の効果



第78図 バイオレットウエハラの着色に対するABA処理の効果



第79図 グローコールマンの着色に対するABA処理の効果



第80図 ピオーネの着色に対するABA処理の効果



第81図 巨峰の着色に対するABA処理の効果



第82図 マスカットベリーA の着色に対するABA処理の効果
(有核果) A : ベレゾーン2週間前. B : 1週間前. C :
ベレゾーン. D : 1週間後. E:2週間後. F : 3週間後

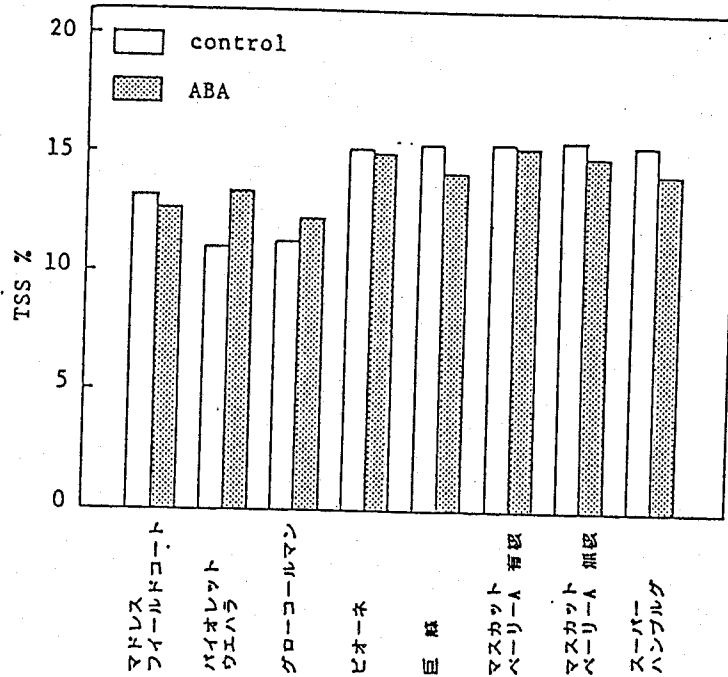


第83図 マスカットベリーA の着色に対するABA処理の効果
(無核果) A : ベレゾーン1週間前. B : ベレゾーン.
C : ベレゾーン1週間後. D : ベレゾーン2週間後.

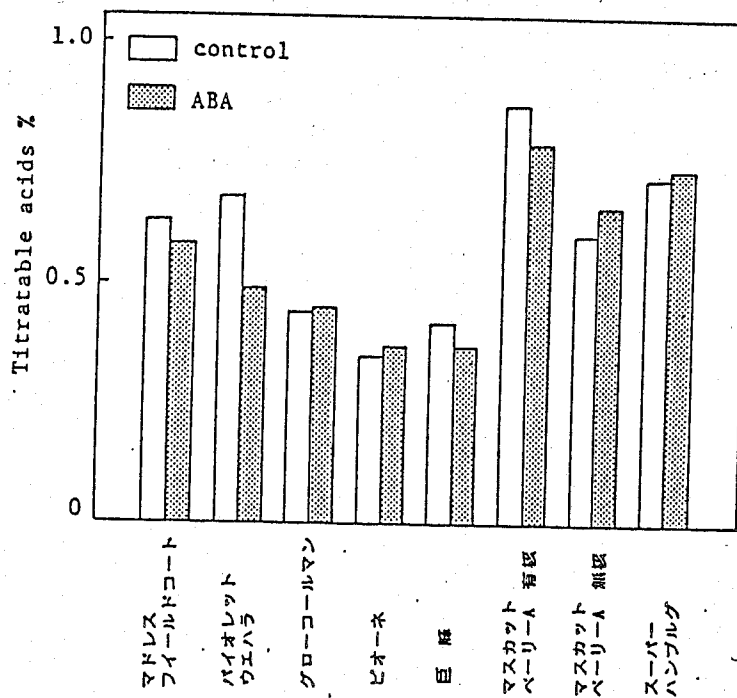


第84図 スーパーハンプルグの着色に対するA B A 処理の効果
 A : ベレゾーン1 週間前. B : ベレゾーン. C : ベレゾーン
 1 週間後 . D : ベレゾーン2 週間後.

果汁中の可溶性固形物含量に対しては、A B A 処理の影響は明らかではなかった(第85図)。一方、滴定酸含量は、ピオーネと巨峰においてその他の品種に比べてやや少ない傾向があったが、A B A 処理の影響は品種間で異なっていた(第86図)。



第85図 黒色系ブドウ品種の可溶性固形物含量に及ぼすABA処理の影響



第86図 黒色系ブドウ品種の滴定酸含量に及ぼすABA処理の影響

第3節 考 察

供試した赤色系及び黒色系のすべての品種において A B A 処理により果実のアントシアニン生成が促進されたが品種によりその程度に差異のあることが明らかにされた。

エ屋(73)は、ブドウ果実に対し、しゃ光程度の異なる袋をかけ、その際の果実の着色状態により、太陽の直接光線を受けてのみ完全に着色する直光着色品種と、散光下でも良く着色する散光着色品種に分類を行っている。

この分類に従ってみると、A B A 処理のアントシアニン生成に対する促進効果は、全体として、赤色系、黒色系品種共に、散光性品種よりも直光性品種(オリンピア、ハニレッド、紅富士、マドレスフィールドコート、グロコールマン等)において大きい傾向にあった。

赤色系品種のうち、フレームトウキイ及び甲斐路(フレームトウキイ×ネオマスカット)や紅マスカット(紅アレキ、ローデハネーポート、フレームマスカット：マスカットオブアレキサンドリアの枝変り)などの品種は、本来果実中のアント

シアニン含量がとくに少なく、不良な条件下ではまったくアントシアニン色素の発現をみない場合もある。

これらの品種に対してABA処理は、アントシアニン生成を促進し、果実の着色を促したが、3品種のうちでは、紅マスカットに対する効果がやや小さいようであった。

鮮明な赤紅色を本来の果色とする大粒系の品種群の多くもやはり我国の西南暖地では、本来の着色に至らず果汁成分が充実しているにも係らず市場価格も下がっていることが多い。

これらの品種群のうち供試した井川250号(巨峰×カノンホールマスカット)、紅富士(ゴールデンマスカットの4倍体×クロシオ)、オリンピック(巨峰×巨鯨)、ハニーレッドのいずれもABA処理により著しくアントシアニン生成が促進され、外観上の着色も良好であった。とくに、オリンピック及びハニーレッドでは、ABAの処理効果が高く、さらに低濃度の処理によっても効果が期待できた。

また、オリンピックは、成熟期において、頂

部裂果が多発し、商品価値を全く失う危険が多くその対策が求められている。本実験においても対照区の実には一部に頂部裂果の発生が認められたが、ABA処理を行った果実については、その発生が抑えられた。裂果の発生原因には、果皮の弾力性や花柱痕の癒合などが関係していると考えられるが、この点についてもさらに検討する必要がある。

黒色系品種のうち、グローコールマンは、ABAの処理効果がとくに高いようであった。

グローコールマンは、実際栽培においては、ガラス室で栽培され、樹勢が強く豊産性であるため、結果過多となりやすく着色が不良で本来の特性を発揮することができないことが多いとされており(75)、ABA処理による着色及び糖度の改善の可能性が示唆された。

一方、巨峰及びピオーネ(巨峰×カノンホーレマスカット)についてもABA処理の効果は高く、外観的にも優れた着色状態となり、実用性も高いものと考えられた。

これに對して、マスカットベリー-A及びスーパー

ハンプルグでは、ABA処理によりアントシアニンの含量は増加したが、その程度は他の品種と比べると小さかった。また、外観上の差異は認められなかった。

以上のよう、ブドウ果実のアントシアニン生成に対するABA処理の効果の品種間の差異は、光や温度条件に対する果実の反応性によく一致するものであった。

着色程度の異なる品種間では、果皮中のABAの最大蓄積量には差異が認められなかったが(第2章、第1節)、本実験の結果から、品種によりABAに対する反応性に差異のあることが明らかにになった。

第4節 摘 要

ABA処理による果実の着色促進効果の品種間差異について検討した結果、以下の事実が明らかにになった。

1. ABA処理により、供試したすべての着色系品種においてアントシアニン含量が増

大した。

2. A B A 処理の効果は散光性品種に比べ直光性品種で高かった。

3. オリンピア、ハニールッドなどの大粒系赤色品種において A B A 処理の効果は大きかった。

4. マスカットベリー A, スーパーハンブルグなどの散光性黒色系品種では、A B A 処理により、アントシアニン含量は増大したが、外観的な着色状態は対照区と相違なかった。

5. 果汁中の可溶性固形物含量に対する A B A 処理の影響は品種間で異なっていたが、その程度は小さかった。

6. 果汁中の滴定酸含量に対する A B A 処理の影響については、品種間で異なっていたが、赤色系品種では、明らかに減少する傾向があった。

総合考察

本研究では、前半においてブドウ果実の着色現象と係わりの深い内的要因についての調査を行い、後半では、その知見をもとにブドウ果実の着色の制御を試みた。

成熟期において、ブドウ果実は温度環境によって着色に著しい影響を受けることが経験的に、あるいは実験的にも明らかにされている(45)(46)(82)。

これまでの研究から、ブドウ果実の着色に対する温度の影響が樹体の温度(果実を除く)を通じてのものよりも、果実の周辺部の温度によるとすることが示されている(70)(71)(72)。

本研究では、この観点から、とくに果実温を制御した環境下で、果実の着色と果実内成分の消長との関係を調査した。

その結果、高温(30℃)下では、果実のアントシアニン生成は低温(20℃)下と比較して著しく抑制された。また、果皮中の全フェノール含量

は 20℃ 区処理開始後 3 週間目まで急激に増大したが、30℃ 区では急激な増加は認められなかった。一方、果実中の糖含量は、処理開始後 3 週間目まで高温区、低温区共に増加が続いた。また、果肉中の糖含量に差異は認められなかった。

このことは、アントシアニンを含めて、フェノール物質の蓄積に対し、高温は抑制的に作用するが、その場合、果実中の全糖含量に対する影響がアントシアニン生成の制限要因にはない、ということを示唆している。

さらに、温度処理下での内生生長調節物質の消長も調査したところ、オーキシン及びベレリンは、成熟期にはすでに低いレベルに達しており、成熟開始期以後の温度処理によっても影響を受けないことが明らかになった。

これに対して、ABA は、成熟開始期から急激に増加したが、低温区での増加程度と比較して、高温区では抑制されていた。また、内生のサイトカイニン活性は逆に高温区で高い傾向にあった。

これらの事実から、ブドウ果実の着色に対する温度環境の影響は、果実中の糖含量に対する影響よりむしろ、そのような基質からのアントシアニンへの転換にあると考えられ、さらにその制御には内生の生長調節物質が関与しているものと思われた。

一方、成熟開始期のブドウ樹について全摘葉も行、たところ、アントシアニン生成と共に果実中の糖含量及びABA含量の増加が抑制された。

このことは、温度環境の、アントシアニン生成に対する影響の場合とは別に、果実中の糖含量とABA含量の増加が同時に抑制を受ける場合があることを示している。

しかしながら、全摘葉処理により、糖やABAのレベルが抑制を受けている場合に、外部から与えたABAがアントシアニン生成を促進したにも係わらず、果皮や果肉中の糖のレベルには変化が認められなかったことは、果実が外部から与えられたABAに反応してアントシアニン生成を行うに充分な基質として

の糖のレベルにそれぞれ適していることを示唆している。

次に、フェニール物質の生合成の律速段階にあると考えられる L-フェニルアラニンモニアリアーゼ (PAL) 活性の消長と果実のアントシアニン生成との関係も調査したが、果実のアントシアニン蓄積量の異なる品種間では、その蓄積量に比例して果実中の PAL 活性の強さも変化した。

この関係はさらに、アントシアニン生成を左右する環境要因 (温度、光) を変化させた場合にも当てはまり、果実のアントシアニン生成と PAL 活性の程度が深く係わっていることが示された。また、成熟期において果実の着色に対する生長調節物質の影響も、PAL 活性との関係からみると、オーキシシン (NAA) は抑制的に、逆に ABA は明らかに促進的に作用し、アントシアニン生成との関連が極めて明瞭に示された。

以上の結果から、ブドウ果実の着色に対して作用する要因は、基質としての糖含量には

条件によって影響が異なるが、共通して果実内のABAレベルに変化をもたらしることが示された。さらに、このABAレベルの変化が果実中のアントシアニン合成系に介入する酵素(例えばPAL)に影響を与えアントシアニン生成を制御しているものと推察された。

次いで、これらの知見をもとに、ABA処理によるブドウ果実の着色の制御を試みた結果、巨峰果実に対しての処理効果は、成熟開始期を中心として前後2週間の範囲内では、いずれの時期においても促進的であったが、成熟開始期以後の処理がより効果が大きかった。

このことは、果実中の糖含量の増加が、ABAの効果をもより増加させているものと推察されるが、実際面では、当年の果実の着色の良否を確認したうえで処理できる可能性を示している。

処理濃度に関しては、0-1000 ppmの範囲内では、250 ppm以上の濃度で外観的に処理効果が認められたが、天然型の5-ABAの利用が

可能となれば、さらに低濃度の処理でも十分な効果が期待でき、実際面では有利であろう。

A B A の着色促進効果で品種間で比較したところ、巨峰群に属する品種（赤色系では、オリンピック、ハニレッド、黒色系では巨峰、ピオーネ）でとくに効果が入まかった。

西南暖地での栽培では、全く着色しなかったり、赤熟れ果となる場合が多く、著しく市場価格も下げる結果となっているこれらの品種に対して、内容的に充実した品質を備えているという前提のもとでの A B A 処理は、着色改善に対し極めて有効な手段であると考えられた。

総摘要

本研究では、ブドウ果実の着色に係る内的要因について種々の環境下での調査を行いその知見をもとに、果実の着色の制御を試みた。その結果の概要は以下の通りである。

1. 異なる温度条件下におけるブドウ果実の着色と果実内成分の消長との関係を調査したところ、果実温 30°C 区では、 20°C 区と比較して、アントシアニンの蓄積は著しく抑制された。

果皮や果肉中の全糖含量は、処理期間中増加したが、処理間での差異は明らかではなかった。

果実中の生長調節物質については、処理期間中、オーキシン及びジベレリン活性は極めて低く、処理間の差も明らかではなかった。

これに対して、ABA含量は、ベレゾーン後増えし、増加の程度は低温区においてより大であった。また、サイトカイニン活性は逆に高温区で高く、低温区で低かった。

2. ベレゾーン期の全摘葉処理により、果実のアントシアニン蓄積は著しく抑制された。

また、同時に果実中の全糖含量及びABA含量の増加が抑制された。一方、ABA処理により、摘葉した個体の果実についても、アントシアニンの蓄積が認められたが、果皮中の糖や可溶性固形物含量に影響はなかった。

3. 3品種のブドウ果実、マスカット・オブ・アレキサンドリア、巨峰及びスーパー・ハンブルグについて成熟に伴うL-フェニルアラニンアンモニアリアーゼ(PAL)活性の消長とアントシアニン生成との関係も調査した結果、全品種について果実の発育初期に高いPAL活性が認められたが、その後ベレゾーン期まで急激に低下した。

巨峰及びスーパー・ハンブルグでは、果実の着色開始とともに再び果皮中のPAL活性が増大した。スーパー・ハンブルグでは巨峰果実と比較してアントシアニン蓄積量が多くPAL活性も高かった。これに対して、マスカット・オブ・アレキサンドリアでは、成熟期にも果皮中にPAL活性の増大は認められなかった。

全品種において、果皮中の糖含量及び果汁中の可溶性固形物含量は成熟期に急激に増加した。また、巨峰及びスーパーハンブルグでは、これらの増加開始はアントシアニン含量やPAL活性の上昇開始に先立って起った。

果皮中の遊離型アブシジン酸(ABA)は、各々の品種の成熟期に急激に増加したが、最大蓄積量には品種間での差異は認められなかった。

4 巨峰果実においてアントシアニン含量とPAL活性は、低温区(20℃昼/15℃夜)において、高温区(30℃/25℃夜)と比較してより高かった。

果房のしゃ光処理により、巨峰果実のアントシアニン生成は完全に抑制され、PAL活性も大きく低下したが、スーパーハンブルグ果実では、かなりの量のアントシアニンが蓄積し、PAL活性もほぼ対照区と同程度の値を示した。

ベレゾーン期におけるABA処理は、高温やしゃ光下においても果実のアントシアニン蓄積及びPAL活性を増大した。

NAA 処理は、アントシアニン生成ならびに PAL 活性を著しく抑制した。また同時に内生 ABA の増加も強く抑制した。

イスレル処理は、果実の ABA 含量を増加したが、アントシアニン生成及び PAL 活性に対しては影響しなかった。

5. ABA 処理による巨峰果実の着色の制御に関わる諸要因について検討を行ったところ、ABA の処理時期については、ベレゾーンの前後 2 週間にわたり、いずれの時期においてもアントシアニン生成を促進したが、その効果は、ベレゾーン以後でより大きかった。

ベレゾーン期における ABA 処理のアントシアニン生成に対する促進効果は、0 ~ 1000 ppm の範囲内では、濃度の上昇に伴って増大した。

5-ABA ; RS-ABA , RS-ABA・RS-trans ABA の間では、5-ABA がアントシアニン生成に対する促進効果が最も高かった。

ABA 処理に用いる溶媒と展着剤の効果と比較したところ、Atlox BI 1000 ppm 加用水溶液

で70%エタノール溶液とほぼ同程度の効果が得られた。

着果負担の増大や窒素追肥により果実のアントシアニン生成は抑制されたが、ABA処理によりアントシアニン生成の回復が認められた。

6. ABA処理による果実の着色促進効果の品種間差異について検討したところ、ABA処理により、供試したすべての品種においてアントシアニン生成が促進されたが、散光性品種と比較して直光性品種で処理効果が大きかった。とくに、巨峰群といわれるオリンピア、ハニーレッド、巨峰、ピオーネなどの品種でABA処理による着色促進の効果が著しかった。これに対して、マスカットベリー-Aやスーパーハンブルグなどの散光性黒色系品種では、ABA処理によりアントシアニン含量は増大したが、外観的な着色状態は対照区とほぼ相違なかった。

以上の結果から、ブドウ果実の着色に関して、種々の環境要因により、内生のABAレベ

ルが変化を受け、さらにその変化がアントシアニン合成に関連する酵素系に対し影響を与えることにより、アントシアニン合成の制御に係わっていることが示唆された。

また、ABA処理は、ブドウ果実の着色改善の手段として有効であることが明らかになった。

引用文献

1. Addicott, F.T. and J.L. Lyon. 1969. Physiology of abscisic acid and related substances. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20:139-164.
2. Alston, R.E. 1955. Relation of leucoanthocyanins to anthocyanin. *Nature.* 175:990.
3. 青木章平・荒木忠治・金子勝芳・片山修. 1970. クリ, イチゴ, リンゴ 果実およびワラビの L-フェニルアラニンアンモニアリアーゼ活性. *日本食品工業学会誌.* 17:507-511
4. Aoki, S., Araki, C., Kaneko, K. and Katayama, O. 1971. Occurrence of L-phenylalanine ammonia-lyase activity in peach fruit during growth. *Agr. Biol. Chem.* 35:784-787.
5. 葛沢正義. 1964. 香川県におけるブドウの早害に関する研究. *香川県学農学部紀要.* 17:1-69.
6. Buttrose, M.S., C.R. Hale and Kliever, W.M. 1971. Effect of temperature on the composition of Cabernet Sauvignon berries. *Amer. J. Enol. Viticult.* 22:71-75.
7. Cann, E.L. and G.H.N. Towers. 1973. Review Article, Phenylalanine ammonia-lyase. *Phytochemistry.* 12:961-973.
8. Coombe, B.G. 1976. Absciscic acid and sugar accumulation in the grape berry. 9th Intern. conf. plant growth substances. Lausanne coll. abstr. 62-64.
9. Coombe, B.G. and C.R. Hale. 1973. The hormone content of ripening grape berries and the effects of growth substance treatments. *Plant Physiol.* 51:629-634.
10. Creasy, L.L. 1968. The role of low temperatures in anthocyanin synthesis in 'McIntosh' apples. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 93: 716-724.
11. Creasy, L.L. 1968. The significance of carbohydrate metabolism in flavonoid synthesis in strawberry leaf disks. *Phytochemistry* 7:1743-1749.
12. Creasy, L.L. 1968. The increase in phenylalanine ammonia-lyase activity in strawberry leaf disks and its correlation with flavonoid synthesis. *Phytochemistry.* 7:441-446.
13. Creasy, L.L. and M. Zucker. 1974. Phenylalanine ammonia-lyase and phenolic metabolism. *Recent Advances in Phytochemistry.* 18:1-19.
14. During, H., G. Alleweldt and Koch, R. 1978. Studies on hormonal control of ripening berries of grape vine. *Acta Hort.* 80:397-405.
15. Engelsma, G. 1968. Photoinduction of phenylalanine deaminase in gherkin seedlings III. *Planta.* 82:355-368.
16. Engelsma, G. 1967. Photoinduction of phenylalanine deaminase in gherkin seedlings II. *Planta.* 75:207

17. Engelsma, G. 1970. Low temperature effects on phenylalanine ammonia-lyase activity in gherkin seedlings. *Planta*. 91:246-254.
18. El-Banna, G.I. and R.J. Weaver. 1979. Effect of ethephon and gibberellin on maturation of ungirdled Thompson seedless grapes. *Amer.J.Enol.viticult.* 30:11-13.
19. Faragher J.D. 1983. Temperature regulation of anthocyanin accumulation in apple skin. *J.Experimental Bot.* 34:1291-1298.
20. Faragher, J.D. and D.J. Chalmers. 1977. Regulation of anthocyanin synthesis in apple skin. III. Involvement of phenylalanine ammonia-lyase. *Aust.J.Plant Physiol.* 4:133-141.
21. Faust, M. 1963. The relation between leucoanthocyanins and anthocyanins in McIntosh apples. *Proc.Amer.Soc.Hort.Sci.* 85:85-90.
22. Faust, M. 1965. Physiology of anthocyanin development in McIntosh apple. I. Participation of pentose phosphate pathway in anthocyanin development. *Proc.Amer.Soc.Hort.Sci.* 87:1-9.
23. Faust, M. 1965. Physiology of anthocyanin development and anthocyanin development in McIntosh apples. II. Relationship between protein synthesis and anthocyanin development. *Proc.Amer.Soc.Hort.Sci.* 87:10-19.
24. French, C.J. and H.Smith. 1975. An inactivator of phenylalanine ammonia-lyase from gherkin hypocotyls. *Phytochemistry*. 14:963-966.
25. 福井作蔵. 1974. 還元糖の定量法. 47-54. 東大出版会.
26. Hale, C.R. and B.G.Coombe. 1974. Abscissic acid; an effect on the ripening of grapes. *The Royal Soc. Hort. New Zealand*. 12:831-836.
27. Hale, C.R., B.G.Coombe and J.S.Hawker. 1970. Effects of ethylene and 2-chloroethyl phosphonic acid on the ripening of grapes. *Plant Physiol.* 45:620-623.
28. Hawker, J.S., C.R.Hale and G.H. Kerridge. 1981. Advancing the time of ripeness of grapes by the application of methyl 2-(Ureido oxy)propionate (a growth retardant). *Vitis*. 20:302-310.
29. Heller, W., B. Egin-Buchler and S.E. Gardiner. 1979. Enzymes of general phenylpropanoid metabolism and of flavonoid glycoside biosynthesis in parsley. *Plant Physiol.* 64:371-373.
30. Hyodo, H. 1971. Phenylalanine ammonia-lyase in strawberry fruits. *Plant and Cell Physiol.* 12:989-991.
31. Hyodo, H. and S. Asahara. 1973. Changes in phenylalanine ammonia-lyase activity in Satsuma mandarin fruit during ontogeny. *Plant and Cell Physiol.* 14:823-828.

32. Imaseki, H. and M. Uritani. 1968. Effect of ethylene on the inductive increase in metabolic activities in sliced sweet potato roots. *Agr. Biol. Chem.* 32:387
33. 稲葉昭次. 1975. デラウェアブドウ果実の成熟に関する生理学的研究. とくに植物ホルモンの関係について. 京都大学学位論文.
34. Inaba, A., M. Ishida and Y. Sobajima. 1974. Regulation of ripening in grapes by hormone treatment. *Sci. Rep. Kyoto Pref. Univ. Agric.* 26:25-31.
35. Inaba, A., M. Ishida and Y. Sobajima. 1976. Changes in endogenous hormone concentrations during berry development in relation to the ripening of Delaware grapes. *J. Japan Soc. Hort. Sci.* 45:245-254.
36. 稲葉昭次. 甲村玲之輔. 1977. 果実の樹上成熟と追熟中の呼吸. エチレン及びABAの消長. 園芸学会発表資料 446-447.
37. Jensen, F.L., J.J. Kissler, W.L. Peacock and G.M. Leavitt. 1975. Effect of ethephone on color and fruit characteristics of 'Tokay' and 'Emperor' table grapes. *Amer. J. Enol. Viticult.* 26:79-81.
38. Kataoka, I., A. Sugiura, N. Utsunomiya and T. Tomana. 1982. Effect of abscisic acid and defoliation on anthocyanin accumulation in Kyoho grapes. *Vitis*. 21:325-332.
39. Kataoka, I., Y. Kubo, A. Sugiura and T. Tomana. 1983. Changes in L-Phenylalanine ammonia-lyase activity and anthocyanin synthesis during berry ripening of three grape cultivars. *J. Japan Soc. Hort. Sci.* 57:273-279.
40. 北島宣. 1979. ブドウ品種別果実における植物ホルモンの処理効果に対する展着剤の影響. 京都大学学位論文.
41. Kliewer, W.M. 1970. Effect of day temperature and light intensity on coloration of *Vitis vinifera* L. grapes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95:693-697.
42. Kliewer, W.M. 1977. Influence of temperature, solar radiation and nitrogen on coloration and composition of Emperor grapes. *Amer. J. Enol. Viticult.* 28:96-103.
43. Kliewer, W.M. and L.A. Lider. 1970. Effect of day temperature and light intensity on growth and composition of *Vitis vinifera*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95:766-769.
44. Kliewer, W.M. and R.J. Weaver. 1971. Effect of crop level and leaf area on growth, composition and coloration of 'Tokay' grapes. *J. Amer. Enol. Viticult.* 22:172-177.
45. Kliewer, W.M. and R.E. Torres. 1972. Effect of controlled day and night temperatures on grape coloration. *Amer. J. Enol. Viticult.* 23:71-77.

46. 小林 章・行永寿二郎・新屋直祐・杉浦明. 1972. 果樹の温度環境に関する研究. 京都大学農学部・果樹園芸学研究室 研究報告 1.
47. 児玉 徹・山川 隆. 1984. ブドウ培養細胞によるアントシアニン生産: 化学と生物 22: 536-540.
48. Koukol, J. and E.E.Conn. 1961. The metabolism of aromatic compounds in higher plants. J.Biol.Chem. 236:2692-2698.
49. Lee, J.C., T.Tomana, N. Utsunomiya and I.Kataoka. 1979. Physiological studies on the anthocyanin development in grápe. I. effect of fruit temperature on the anthocyanin development in Kyoho grapes. J.Korean Soc.Hort.Sci. 20:55-65.
50. Lenton, J.R., V.M. perry and P.E.Saunders. 1971. The identification and quantitative analysis of abscisic acid in plant extracts by gas-liquid chromatography. Planta. 96:271-280.
51. Maier, V.P. and S. Hasegawa. 1970. L-phenylalanin ammonia-lyase activities and naringenin glycoside accumulation in developing grape fruit. Phytochemistry. 9:139
52. 松井弘文. 1976. ブドウデラウエア果実の成熟生理に関する研究. 1976. 大阪府立大学学位論文.
53. Milborrow, B.V. 1974. The chemistry and physiology of abscisic acid. Ann.Rev.Plant Physiol. 25:259-307.
54. 内藤 隆次. 1964. ブドウ果実の着色に関する研究. 第5報. 黒色および赤色種の果色ならびに色素含量に及ぼす光度の影響. 園学誌. 33: 213-220.
55. 内藤 隆次. 1966. ブドウ果実の着色に関する研究. とくに光度との関係について. 京都大学学位論文.
56. 内藤 隆次・許 唱範・角利昭. 1965. ブドウ果実の着色に関する研究. 第6報. マスカット・ハリー-A 種の果実の着色ならびに色素形成に及ぼす光の影響. 園学誌. 34: 145-151.
57. 内藤 隆次・植田尚文. 1964. ブドウ果実の着色に関する研究Ⅱ. 夏季の屋間の高温がデラウェア種果実の着色および成熟に及ぼす影響. 島根県工研報 3A: 10-14.
58. Pecket, R.J. and J.Small. 1980. Occurrence, location and development of anthocyanoplasts. Phytochemistry. 19:2571-2576.
59. Riov, J., S.P. Monselise and R.S. Kahan. 1969. Ethylene-controlled induction of phenylalanin ammonia-lyase in citrus fruit peel. Plant Physiol. 44:631-635.
60. Pirie, A. and M.G. Mullins. 1976. Changes in anthocyanin and phenolics content of grapevine leaf and fruit tissues treated with sucrose, nitrate and abscisic acid. plant Physiol. 58:468-472.
61. Pirie, A. and M.G. Mullins. 1977. Interrelationships of sugars, anthocyanins, total phenols and dry weight in the skin of grape berries during ripening. Amer.J.Enol.Viticult. 28:204-209.

62. Pirie, A. and M.G. Mullins. 1980. Concentration of phenolics in the skin of grape berries during fruit development and ripening. *Amer.J.Enol.Viticult.* 31:34-36.
63. 佐々間 信夫, 青木 幹雄, 鈴木 孝三, 船山 順子. 1977. フドウの成熟に及ぼすエスレルの影響. 第1報. 巨峰の着色と還元糖および有機酸含量. 園芸学会発表要旨 70-71.
64. 傍島 善次, 石田 雅士, 船山 昭次. 1977. フドウ果実の成熟生理に関する研究 第5報. ABAおよび脱落酸処理後の果実内ABA含量の消長. 園芸学会発表要旨 64-65.
65. Steenkamp, J., K.L.J. Blommaert and J.H. Jooste. 1977. Effect of ethephon on the ripening of grapes. *Agroplanta*. 9:51-54.
66. Swain, T. and W.E. Hillis. 1959. The phenolic constituents of *Prunus domestica* I. The quantitative analysis of phenolic constituents. *J.Sci.Food Agric.* 10:63-68.
67. 竹下 修. 1983. ジベレリン処理デラウェアの着色障害に関する研究. 主として現在型障害の発生原因と防止対策について. 京都大学学位論文.
68. Tan, S.C. 1979. Relationships and interactions between phenylalanine ammonia-lyase, phenylalanine ammonia-lyase inactivating system, and anthocyanin in apples. *J.Amer.Soc.Hort.Sci.* 104:581-586.
69. Thorpe, T.A., V.P. Maier and S. Hasegawa. 1971. Phenylalanine ammonia-lyase activity in citrus fruit tissue cultured in vitro. *Phytochemistry*. 10:711-718.
70. 若名 孝, 宇都宮 直樹, 片岡 郁雄. 1979. 樹上果実の成熟に及ぼす温度環境の影響. フドウデラウェア果実の成熟に及ぼす樹体および果実の温度環境の影響. 園芸学研究集録 第9集:1-6.
71. 若名 孝, 宇都宮 直樹, 片岡 郁雄. 1979. 樹上果実の成熟に及ぼす温度環境の影響. (第2報). フドウ巨峰果実の着色に及ぼす樹体及び果実の環境温度の影響. 園芸学雑誌 48:261-266.
72. 若名 孝, 宇都宮 直樹, 片岡 郁雄. 1979. 樹上における果実の温度環境に関する研究. フドウ果実の着色に及ぼす温度環境の影響. 園芸学会発表要旨 90-91.
73. 工屋 長男. 1980. 宝島葡萄栽培新説. 254-273.
74. 宇都宮 直樹, 山田 寿, 片岡 郁雄, 若名 孝. 1982. ウンシュウミカン果実の成熟に及ぼす果実温度の影響. 園芸誌 57:135-141.
75. 山部 啓 編著. 1971. ハウスフドウと温室フドウ.
76. 山川 隆, 児玉 徹. 1982. ニ次代謝からみた植物細胞の全能性. 組織培養 8:329-334.
77. 安田 章. 1973. 花色の生理・生化学. 内田老鶴園新社.
78. 吉田 精一, 南川 隆雄. 1980. 高等植物の2次代謝. 35-53. 農工出版会.
79. 湯田 英二, 中川 昭一, 松井 弘久, 堀内 昭作. 1977. ジベレリン処理によるフドウの無核果形成に及ぼす界面活性剤の効果. 園芸学会発表要旨. 74-75.

80. Walton, D.C. and E.Sondheimer. 1968. Effect of abscisin II on phenylalanine ammonia-lyase activity in excised bean axes. *Plant Physiol.* 43:467-469.
81. Weaver, R.J. and R.M. Pool. 1971. Effect of (2-chloroethyl) phosphonic acid (ethephon) on maturation of *Vitis vinifera*. *J.Amer. Soc. Hort.Sci.* 96:725-727.
82. Weaver, R.J. and R. Montgomery. 1974. Effect of ethephon on coloration and maturation of wine grapes. *Amer.J.Enol.Viticult.* 25:39-41.
83. Wicks, A.S. and W.M. Kliever. 1983. Further investigations into the relationship between anthocyanins, phenolics and soluble carbohydrates in grape berry skins. *Amer.J.Enol.Viticult.* 34:114-116.
84. Winkler, A.J., J.A. Cook, W.M. Kliever and L.A. Lider. 1974. General viticulture. 138-196. Univ. California press.
85. Witham, F.H. and C.O. Miller. 1965. Biological properties of a kinetin-like substance occurring in *Zea mays*. *Physiol. Plant.* 18: 1007-1017.
86. Zucker, M. 1965. Induction of phenylalanine deaminase by light and its relation to chlorogenic acid synthesis in potato tuber tissue. *Plant Physiol.* 40:779